



JEN  
3868.a

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

6692

*Exchange.*

*December 7, 1907 - October 15, 1908.*















Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

## Dreiundvierzigster Band.

Neue Folge, Sechsenddreissigster Band.

Mit 33 Tafeln, 158 Abbildungen und 11 Kurven im Texte.



† Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1908.

296/2  
34.11.1914.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Alle Rechte vorbehalten.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.



Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.

Handwritten text, possibly a name or address, appearing upside down.



# I n h a l t.

---

	Seite
BOVERI, THEODOR, Zellen-Studien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes. Mit Tafel I—X und 73 Figuren im Text . . . . .	1
SCHILLER, IGNAZ, Ueber den feineren Bau der Blutgefäße bei den Arenicoliden. Mit Tafel XI—XIII und 2 Figuren im Text. . . . .	293
HANEL, ELISE, Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von <i>Hydra grisea</i> . Mit 11 Kurven im Text. . . . .	321
ROLLE, GUSTAV, Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Mit Tafel XIV und XV und 14 Figuren im Text . . . . .	373
EGGELING, H., Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen. Mit Tafel XVI—XVIII. . . . .	417
ADLOFF, Zur Frage der Konkreszenztheorie . . . . .	530
BECKER, J., Ueber Zungenpapillen. Ein Beitrag zur phylogenetischen Entwicklung der Geschmacksorgane. Mit Tafel XIX und 44 Figuren im Text . . . . .	537
PETERSEN, HANS, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. Mit Tafel XX—XXII und 4 Figuren im Text . . . . .	619
ZIEGLER, HEINRICH ERNST, Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. Mit Tafel XXIII und 11 Figuren im Text. . . . .	653
JONESCO, CONSTANTIN N., Ueber die Ctenophore <i>Eurhamphaea vexilligera</i> . Mit Tafel XXIV und 2 Figuren im Text . . . . .	685
PYCHLAU, WALDEMAR, Untersuchungen an den Brustflossen einiger Teleostier. Mit Tafel XXV—XXVII . . . . .	692
HALLER, B., Zur Phylogenese des Nierenorganes (Holonephros) der Knochenfische. Mit Tafel XXVIII—XXXIII und 8 Figuren im Text. . . . .	729
DEPENDORF, Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie . . . . .	802
KNOFF, OTTO, Jahresbericht der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1907 . . . . .	809

---





6692

# JENAIISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER  
MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT  
ZU JENA

---

**DREIUNDVIERZIGSTER BAND**  
NEUE FOLGE, SECHSUNDDREISSIGSTER BAND  
ERSTES HEFT

MIT 10 TAFELN UND 73 FIGUREN IM TEXT

---

**Inhalt:**

BOVERI, THEODOR, Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns.

**PREIS: 30 MARK**



**JENA**  
**VERLAG VON GUSTAV FISCHER**  
Sm 1907

---

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung  
Ausgegeben am 3. Oktober 1907

**Zellen-Studien.** Von Dr. **Theodor Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1887. Mit 4 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1888. Mit 5 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark 50 Pf. — Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. 1890. Mit 3 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark. — Heft IV. Ueber die Natur der Centrosomen. 1901. Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Textfiguren. Preis: 15 Mark. — Heft V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. 1905. Mit 2 lithographischen Tafeln und 7 Textfiguren. Preis: 4 Mark.

**Das Problem der Befruchtung.** Von Dr. **Th. Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Mit 19 Abbildungen im Text. 1902. Preis: 1 Mark 80 Pf.

**Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns.** Von Dr. **Th. Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Mit 75 Abbildungen im Text. 1904. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Die Tiefsee-Fische.** Bearbeitet von Prof. Dr. **August Brauer** in Berlin. I. Systematischer Teil. Mit 16 Tafeln, 2 Karten und 176 Figuren im Text. 1906. Preis: 140 Mark (für Abnehmer des Gesamtwerkes „Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition“: 120 Mark). (Bildet zugleich Bd. XV, Lfg. 1 der „Wissenschaftlichen Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898–99“, herausgegeben von Geheimrat Prof. Dr. Carl Chun, Leiter der Expedition.)

Durch die Expedition ist die Kenntnis namentlich der bathypelagischen Fische ausserordentlich erweitert worden. Von den 90 Gattungen und 206 Arten gehören zu ihnen 60 Gattungen und 151 Arten, und 14 Gattungen und 54 Arten sind neu. Aber nicht nur in quantitativer Hinsicht ist ein grosser Gewinn erzielt, sondern auch in qualitativer, indem neue biologisch ausserordentlich interessante und für allgemeine Fragen wichtige Formen gefangen wurden, die zu einer Fülle von neuen Fragen, die die Tiefsee bietet, führen. Einen nicht geringen Vorzug hat diese Bearbeitung vor früheren, nämlich den einer ganz vorzüglichen farbigen Abbildung der neuen und vieler schon bekannt gewesener Formen. Diesem wichtigen Teile der Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, dem Werke von Brauer über die Tiefsee-Fische, werden viele ein Interesse entgegenbringen, die auf die Anschaffung des ganzen vielbändigen Unternehmens verzichten müssen.

**Die blutsaugenden Dipteren.** Leitfaden zur allgemeinen Orientierung, mit besonderer Berücksichtigung der in den deutschen Kolonien lebenden Krankheitsüberträger. Von Dr. **Karl Grünberg**, Assistent am zoologischen Museum zu Berlin. Mit 127 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 4 Mark 50 Pf.

**Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie.** Von Dr. **Paul Jensen**, Professor an der Universität Breslau. Mit 5 Figuren im Text. 1907. Preis: 5 Mark.

**Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von Dr. **Julius**

**Kollmann**, o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Basel. 1907. Preis des vollständigen Werkes (2 Teile) 26 Mark, geb. 30 Mark. Erster Teil: **Progenie, Blastogenie, Adnexa embryonis, Forma externa embryonum, Embryologia ossium, Embryologia musculorum**. Mit 340 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte. Zweiter Teil: **Embryologia intestinorum, Embryologia cordis et vasorum, Embryologia cerebri et nervorum, Organa sensuum, Nomina auctorum, Index rerum, Index auctorum**. Mit 429 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte.

# Zellen-Studien VI.

## Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier.

### Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns.

(Ausgeführt mit Unterstützung der Königl. preuß. Akademie der Wissenschaften und des Elizabeth Thompson Science Fund.)

Von

**Dr. Theodor Boveri,**

Professor an der Universität Würzburg.

Hierzu Tafel I—X und 73 Figuren im Text.

---

#### A. Einleitung.

Als in den 70er Jahren das Dunkel, das über den Beziehungen zwischen Ei und Samen gelegen hatte, sich lichtete, als damals O. HERTWIG den Spermakern im Ei erkannte und seine Schicksale aufklärte und als bald darauf H. FOL das Eindringen des Spermiums ins Ei verfolgte, da wurden die beiden Forscher durch die Tatsachen, die sie hatten beobachten können, zu der bestimmten Ueberzeugung geführt, daß zur Befruchtung nicht nur ein einziges Spermium genüge, sondern daß es auch nicht mehr als ein einziges sein dürfe. Doch haben weder O. HERTWIG noch FOL disperme oder polysperme Keime über die ersten Stadien hinaus einzeln verfolgt, und so ist ein wirklicher Nachweis, was aus solchen Objekten wird, in ihren Arbeiten nicht geführt, ja es haben sich die Vermutungen hierüber zunächst auf sicherlich irrigen Bahnen bewegt.

Erst im Jahre 1892 hat DRIESCH (37) diese Lücke ausgefüllt. Von 83 simultan vierteiligen, also ohne Zweifel doppelt befruchteten Eiern von *Echinus microtuberculatus*, die er isoliert gezüchtet hatte, entwickelte sich kein einziges über das Stadium einer krankhaften Blastula, einer sogenannten Stereoblastula, hinaus. Genau die gleiche Erfahrung hatte ich bei nicht publizierten Versuchen bereits im Jahre 1889 gemacht.

Allerdings liegen zwei ältere Angaben vor, welche diesen Ergebnissen zu widersprechen scheinen. Im Jahre 1878 hatte SELENKA (115, p. 9/10) behauptet, daß er mehrere Eier von *Toxo-*



pneustes variegatus, in welche 2, 3 und 4 Spermatozoen eingebrungen waren, bis zum Gastrulastadium verfolgt habe, ohne daß sich eine Unregelmäßigkeit in deren Entwicklung hätte nachweisen lassen. Diese Angabe muß auf einem Irrtum beruhen. Denn selbst wenn man annehmen wollte, SELENKA habe gerade jenen überaus seltenen, unten zu besprechenden Dispermietypus vor sich gehabt, welcher zu normaler Entwicklung führt, so lassen sich doch seine Fälle mit 3 und 4 Spermien nicht unterbringen. Höchst auffallend ist speziell für diese Eier seine Bemerkung, daß keine Unregelmäßigkeit in der Entwicklung vorgekommen sei, während doch derartige Objekte stets ein höchst abweichendes Furchungsbild darbieten. Und auch bei den dispermen Eiern hätte SELENKA wenigstens das Auftreten von 4 Polen und die simultane Vierteilung bemerken müssen. Statt dessen nimmt er an, daß sich die überschüssigen Spermakerne rückbilden und resorbiert werden. Niemand hat aber je in einem überfruchteten Seeigelei so etwas gesehen. Angesichts dieser Widersprüche wird man annehmen müssen, daß SELENKA gar keine überfruchteten Eier vor sich gehabt hat, und diese Vermutung hat um so mehr Berechtigung, als SELENKA nicht angibt, woran er eigentlich die Polyspermie erkannt hat. Es kommen in den Eiern mancher Seeigelweibchen helle Stellen im Protoplasma vor, die mit jenen Flecken, die durch die Spermaköpfe verursacht werden, eine gewisse Ähnlichkeit besitzen, wenn sie auch strahlenlos sind. Vielleicht hat sich SELENKA durch solche Vorkommnisse täuschen lassen.

Ein noch schärferer Widerspruch zu den Ergebnissen von DRIESCH und mir scheint auf den ersten Blick in dem Satz von O. und R. HERTWIG vom Jahre 1887 (73, p. 155) vorzuliegen, daß sie „Tausende von Larven aus überfruchteten Eiern gezüchtet und auf dem Gastrula- und Pluteusstadium untersucht haben“. Allein genauere Betrachtung der Ausführungen der beiden Forscher lehrt, daß es sich bei diesen Untersuchungen gar nicht um eine Feststellung gehandelt hat, ob sich disperme Eier überhaupt entwickeln, sondern nur um die Frage, ob aus ihnen, falls sie sich entwickeln, Mehrfachbildungen hervorgehen. Demgemäß beziehen sich die Beobachtungen von O. und R. HERTWIG ausschließlich auf Massenkulturen, von Eiern, unter denen ein großer Prozentsatz von überfruchteten konstatiert worden war. Für die Frage, welche die Brüder HERTWIG entscheiden wollten, genügte dieses Verfahren; mit Recht haben sie eine Beziehung zwischen Ueberfruchtung und Mehrfachbildung auf Grund ihrer Erfahrungen



verneint. Ob aber disperme Eier überhaupt normale Larven liefern können, dies läßt sich durch Massenzucht unmöglich entscheiden. Die Tausende normaler Larven, von denen in dem zitierten Satz die Rede ist, waren offenbar aus den monosperm befruchteten Eiern der Zuchten entstanden. Der auf isolierter Züchtung ruhende Satz von DRIESCH, daß die dispermen Keime als Blastulae erkranken und zu Grunde gehen, wird also durch die Befunde von O. und R. HERTWIG nicht berührt.

Was ist nun der Grund dieser pathologischen Entwicklung?

Schon seit Jahren schien mir hier ein Problem vorzuliegen, dessen Analyse tiefere Einblicke in das Triebwerk der Embryonalentwicklung erlauben müßte, und diese Ueberzeugung verstärkte sich mir noch, nachdem ich, durch eine zufällige Beobachtung veranlaßt, mich eingehender mit der Bedeutung beschäftigt hatte, welche der Protoplasmastruktur in der Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeimes zukommt<sup>1)</sup>. Denn der Kreis von Möglichkeiten, die von vornherein für die pathologische Wirkung der Ueberfruchtung in Betracht kommen konnten, schien sich dabei immer mehr einzuschränken. In der Tat glaube ich nun, daß durch die Gesamtheit der im folgenden mitgeteilten Versuche die Frage gelöst ist. Aber selbst wenn sich die Notwendigkeit ergeben sollte, die hier vertretene Theorie durch eine andere zu ersetzen, hoffe ich, daß die Arbeit, die ich auf dieses Problem verwendet habe, keine vergebliche gewesen ist.

Es könnte dem Leser, besonders wenn er vorläufig einen Blick auf die Tafeln wirft, vielleicht scheinen, daß die Resultate dieser Untersuchung sich nur gezwungen einer Serie von Arbeiten einfügen lassen, die den Namen „Zellen-Studien“ führen. Doch wäre diese Meinung nicht begründet. Denn wenn auch das, worauf sich unsere Argumentation gründen wird, fast ausschließlich Larvenmerkmale sind, so ist eben die Rolle, welche die Larve hier spielt, keine andere als die eines Meßinstruments, an welchem Eigenschaften der ersten Embryonalzellen abgelesen werden sollen.

Und zwar sind die zellulären Eigenschaften, auf die wir dabei geführt werden, gerade solche, mit denen sich frühere Hefte dieser Studien beschäftigt haben. Denn, wie sich zeigen wird, knüpft die Theorie der dispermen Entwicklung, die hier begründet werden soll, aufs engste an jenen früher (9) betonten „Dualismus der karyokinetischen Phänomene“ an, wonach bei der Kernteilung zwei

---

1) Vergl. 19 und 20.

völlig selbständige, nur an einem Punkt ineinander greifende zyklische Prozesse nebeneinander herlaufen: der Kreislauf der Chromosomen und der der Centrosomen. Wie früher dargelegt, vermögen diese beiden zyklischen Vorgänge nur dann normal zusammenzuwirken, wenn zur Zeit ihres Ineinandergreifens nicht mehr als 2 Centrosomen in Tätigkeit treten. Nur unter dieser Bedingung nämlich ist die Verteilung der Chromosomen auf die Tochterzellen eine genau geregelte. Nehmen dagegen mehrere Pole an dem karyokinetischen Prozeß teil, so ist die Quantität und Qualität der Tochterkerne Sache des Zufalls. In diesem vor 17 Jahren entwickelten Satz ist, wie ich zu zeigen hoffe, die Lösung des Dispermieproblems bereits ausgesprochen.

---

Die Versuche, die dieser Arbeit zu Grunde liegen, sind zum größten Teil im Jahre 1901/1902 ausgeführt worden, als ich mit Unterstützung der Königl. preußischen Akademie der Wissenschaften die Monate Oktober bis April an der zoologischen Station in Neapel zubrachte<sup>1)</sup>. Einige Lücken, die sich bei der Ausarbeitung ergaben, konnten bei einem Aufenthalt in Neapel während der Osterferien 1905, wozu mir von dem Elizabeth Thompson Science Fund eine Unterstützung gewährt worden war, ausgefüllt werden. Für beide Subventionen sei hier ergebenster Dank ausgesprochen. Ebenso bin ich der Leitung und Verwaltung der zoologischen Station für die Förderung, die meine Arbeiten von ihrer Seite in reichstem Maße erfahren haben, zu lebhaftem Dank verpflichtet.

Fast alle Versuche, die im folgenden beschrieben sind, habe ich gemeinsam mit meiner lieben Frau ausgeführt, und dieses Zusammenarbeiten ist dem Ganzen in mehr als einer Hinsicht zu gute gekommen.

## **B. Die pathologische Entwicklung als Folge der Dispermie.**

Das Problem der dispermen Entwicklung kann nur dann ein erhebliches Interesse darbieten, wenn sich zeigen läßt, daß die krankhafte Entwicklung dispermer Keime ihren Grund in der Einführung von mehr als einem Spermium und nicht in einer schon vorher krankhaften Beschaffenheit des Eies hat.

---

<sup>1)</sup> Eine kurze Darstellung der damaligen Ergebnisse findet sich in 22 und 26.

Es ist zuerst von FOL (53) und dann besonders umfassend von den Brüdern HERTWIG (73) festgestellt worden, daß Schädigung der Eier, vor allem die Behandlung derselben mit narkotisch wirkenden Substanzen, das Eindringen mehrerer Spermien begünstigt. Entwickelt sich daher ein solches Ei pathologisch, so läßt sich zunächst nicht sagen, ob diese krankhafte Entwicklung eine Folge der Mehrfachbefruchtung, oder ob sie auf die schon vor der Befruchtung vorhandene krankhafte Eibeschaffenheit zurückzuführen ist, oder ob vielleicht beide Momente eine Rolle spielen. Jedenfalls liegt auf Grund der genannten Erfahrungen der Gedanke nahe, daß vielleicht jedes Ei, auch wenn es ohne irgendwelche experimentelle Beeinflussung disperm geworden ist, schon vorher krankhaft veranlagt gewesen sei.

Zur Entscheidung dieser Frage konnte ich auf einer früher gemachten Erfahrung fußen, daß nämlich bei völlig gleichartigem und nach allen Umständen als normal zu bezeichnendem Eimaterial der Prozentsatz der Mehrbefruchtungen in hohem Maße von der Menge der Spermien abhängig ist, die mit den Eiern in Berührung kommen <sup>1)</sup>. Das heißt aber mit anderen Worten: man kann durch Verwendung von konzentriertem Sperma mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit ein Ei, das bei Berührung mit stark verdünntem Samen nur ein Spermium in sich aufgenommen hätte, zwingen, zwei eintreten zu lassen. Diese Tatsache wird wohl so zu erklären sein, daß beim Andringen sehr vieler Spermien nicht selten zwei (oder mehrere) so völlig gleichzeitig an die Eioberfläche herankommen, daß der Abwehrmechanismus, der auf ein, wenn auch noch so kurzes zeitliches Intervall zwischen der Annäherung der einzelnen Spermien berechnet ist, nicht in Tätigkeit zu treten vermag, bevor sich zwei (oder mehrere) mit dem Ei vereinigt haben.

Sind wir nun so im stande, ohne jede weitere Beeinflussung der Geschlechtsprodukte lediglich durch die Zahlenverhältnisse, in denen wir sie mischen, den Prozentsatz der Dispermie zu verändern, so ist es klar, daß sich durch ein statistisches Verfahren mit voller Sicherheit entscheiden lassen muß, ob die Dispermie rein für sich pathologische Entwicklung bedingt oder nicht.

Hierzu dienten folgende Versuche.

---

1) Wenn ich hierin der gegenteiligen Angabe von O. und R. HERTWIG (73, p. 139) widerspreche, so muß ich doch hinzufügen, daß die Resistenz verschiedenen Eimaterials in dieser Hinsicht recht verschieden ist.



## Versuch vom 22. November 1901.

Tadellose Eier eines Weibchens von *Strongylocentrotus lividus* wurden in zwei annähernd gleiche Portionen geteilt. Zu der einen Portion wurde sehr konzentriertes Sperma gesetzt, zu der anderen die gleiche Menge eines aus jenem ersten auf das Hundertfache verdünnten Sperma.

Nach erfolgter Befruchtung und Reinigung der Eier von den überschüssigen Spermien wurden von jeder Portion unter der Lupe 100 beliebige Eier isoliert; die beiden ursprünglichen Portionen wurden in größeren Schalen aufbewahrt.

Nach Auftreten der ersten Furche wurden die isolierten Eier untersucht, um festzustellen, ob sie sich in 2 oder in 4 oder mehr Zellen geteilt hatten.

Von den 100 Eiern aus der schwachbesamten Portion zeigten 99 Zweiteilung, eines Vierteilung und war also disperm. Unter den 100 starkbesamten Eiern fand sich eine Oocyte, von den 99 übrigen waren 11 auf Grund ihrer simultanen Mehrteilung als disperm oder polysperm zu erkennen, 88 zeigten sich zweigeteilt.

Der Versuch bestätigte also zunächst wieder die Erfahrung, daß die Zahl der Mehrfachbefruchtungen in sehr erheblichem Grad von der Spermamenge abhängig ist.

Die einzelnen Kulturen wurden nun ihrer Entwicklung überlassen und nach 3 Tagen (am 25. November), wo das Pluteus-stadium erreicht war, wieder geprüft.

Die 100 schwachbesamten Eier ergaben 99 tadellose Plutei und eine pathologische Blastula, genau entsprechend dem Verhältnis von 99 zweigeteilten und einem viergeteilten Ei am 22. November.

Von den (nach Ausscheidung der Oocyte) 99 starkbesamten Eiern hatten sich 86 zu normalen Plutei entwickelt, daneben wurden 10 pathologische Objekte (Steroblastulae) gefunden. Es sind also 3 Stück zu wenig. Dieses Minus dürfte höchst wahrscheinlich auf die uns unten näher beschäftigende Erscheinung zurückzuführen sein, daß sich einzelne disperme Keime schon am 2. oder 3. Tag auflösen und damit verschwunden sind. Aber auch unter dieser Annahme stimmt unsere Rechnung nicht völlig; denn danach müßten  $10 + 3$ , also 13 mehrfach befruchtete Stücke vorhanden gewesen sein, während am 22. November nur 11 abnorm gefurchte gezählt worden waren. Auch hierfür ließe sich eine Erklärung geben. Wenn nämlich in einem dispermen Ei der eine Spermakern mit seinen Zentren selbständig bleibt,



so daß an Stelle des einheitlichen Tetrasters zwei parallele Spindeln entstehen, so teilt sich das Ei gewöhnlich in 2 Zellen und ist dann ohne genaue Untersuchung, wie sie in diesem Fall nicht vorgenommen war, von einem monospermen nicht zu unterscheiden. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß sich unter den 86 zweigeteilten Eiern 2 solche disperme Doppelspindeleier befunden haben.

Im übrigen ist es für unser Versuchsergebnis nicht von wesentlichem Belang, ob diese Deutungen das Richtige treffen. Denn auch so sprechen die Zahlen klar genug. Dort haben wir ein überfruchtetes Ei und eine pathologische Larve, hier 11 mehrfach befruchtete Eier und 10 pathologische Larven. Die Abhängigkeit der pathologischen Entwicklung von der Ueberfruchtung ist danach nicht zu bezweifeln.

Dieses an den isolierten Exemplaren gewonnene Resultat wird nun noch durch die zugehörigen Massenkulturen bestätigt. In der starkbesamten zeigte sich schon am 24. November ein starker Bodensatz schwach beweglicher kranker Objekte, während in der schwachbesamten solche fast gänzlich fehlten, so daß schon bei der Betrachtung der Zuchten mit freiem Auge der Unterschied sehr charakteristisch hervortrat. Ganz die gleiche Erfahrung wurde in der Folge bei all den vielen in der gleichen Weise angestellten Vergleichen zwischen stark- und schwachbesamten Massenkulturen gemacht. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es die in den starkbesamten Zuchten in viel größerer Menge vorhandenen überfruchteten Eier sind, aus denen die hier zahlreichen pathologischen Larven stammen.

---

Ogleich schon dieses Ergebnis beweiskräftig genug wäre, habe ich, bei der für alles Folgende grundlegenden Bedeutung der in Rede stehenden Frage, neuerdings noch einen zweiten Versuch dieser Art angestellt, der wegen der ganz ungewöhnlich starken Neigung der Eier zur Mehrfachbefruchtung die direkte Beziehung zwischen Polyspermie und pathologischer Entwicklung in unübertrefflicher Weise illustriert.

#### Versuch vom 10. März 1905.

Tadellos aussehende Eier eines Weibchens von *Echinus microtuberculatus* wurden in zwei annähernd gleiche Portionen geteilt, zu der einen wurde so viel Sperma gesetzt, daß das Wasser sehr deutlich getrübt war und jedes Ei nach kurzer Zeit eine dunkle Hülle von Tausenden von Spermien um sich hatte, der anderen

Portion wurde ein so verdünntes Sperma zugesetzt, daß es knapp genügte, ja daß vereinzelt Eier von ganz normalem Aussehen gefunden wurden, die nicht befruchtet waren, offenbar weil keine Spermien mehr zur Verfügung standen.

Unter einer starken Lupe, welche die abgehobene Dotterhaut erkennen ließ, wurden sodann aus jeder Portion zweimal 100 beliebige, mit Dotterhaut versehene Eier isoliert, die auf je zwei Schälchen verteilt blieben. Es waren also neben den beiden Massenkulturen 4 Portionen vorhanden, die als  $A_1$  und  $A_2$ ,  $B_1$  und  $B_2$  unterschieden seien.

Wenig Sperma		Viel Sperma	
$A_1$	$A_2$	$B_1$	$B_2$
100 Eier	100 Eier	100 Eier	100 Eier

Nach Eintritt der ersten Furche wurde in jeder Portion die Zahl der normal und abnorm geteilten Eier unter dem Mikroskop bestimmt, wobei in diesem Fall speziell auch auf die in Versuch I vernachlässigten „Doppelspindeleier“ geachtet wurde, welche den abnormen zuzuzählen sind. Es waren in

$A_1$	$A_2$	$B_1$	$B_2$
alle Eier normal zweigeteilt	alle Eier normal zweigeteilt	13 Eier normal zweigeteilt, die übrigen 87 ent- weder disperm oder polysperm	11 Eier normal zweigeteilt, die übrigen 89 ent- weder disperm oder polysperm

Der Einfluß der Spermamenge auf die Zahl der Ueberfruchtung ist hier also ganz enorm; je nach der Konzentration des Samens kann diese Zahl zwischen 0 Proz. und 89 Proz. variieren.

Am 12. März, wo die normalen Keime das Pluteusstadium erreicht hatten, wurden die 4 Portionen wieder geprüft. Es waren vorhanden in

$A_1$	$A_2$	$B_1$	$B_2$
100 normale Plutei	99 normale Plutei, darunter ein zurückge- bliebener, aber auch dieser normal	12 normale Plutei, sonst Stero- blastulae oder in Zerfall be- griffene Klumpen	11 normale Plutei, sonst Stero- blastulae oder in Zerfall be- griffene Klumpen

In  $A_2$  wären auch 100 Stück zu erwarten; wahrscheinlich liegt hier ein Fehler beim Abzählen der Eier vor. Jedenfalls war in dem Schälchen kein pathologisches Objekt zu finden.

Die Zahl von 12 Plutei in  $B_1$  gegenüber 13 als normal zweigeteilt bestimmten Eiern dürfte sich vermutlich so erklären, daß ein Ei mit Doppelspindel, das sich, wie es ja bei derartigen Eiern die Regel ist, zweigeteilt hatte, als normal gezählt worden ist. Es wurde zwar bei diesem Versuch, wie oben schon erwähnt, auf die Doppelspindeln speziell geachtet; allein das Abzählen hat, da es ja vor Eintritt des nächsten Teilungsschrittes vollendet sein muß, so rasch zu geschehen, daß ein Irrtum in dieser Beziehung leicht unterlaufen kann.

Diese beiden Abweichungen können aber, wie sie auch zu erklären sein mögen, das höchst frappante Resultat nicht trüben.

Den gleichen Kontrast, wie die isolierten Portionen, zeigten am 12. März die beiden Massenkulturen. In dem Gefäß mit den schwachbesamten Eiern wimmelte es von schwimmenden Larven, der Boden war fast rein; in dem anderen zeigten sich nur ziemlich spärlich schwebende Plutei, dagegen ein dichter Bodensatz von pathologischen und zerfallenden Exemplaren.

Es ist speziell bei den Zahlen dieses letzten Versuches undenkbar, daß bei der Trennung des Eimaterials in die zwei großen Portionen der Zufall die Eier in der Weise verteilt habe, daß in diejenige Hälfte, zu welcher dann wenig Sperma gefügt worden ist, nur gesunde, in die starkbesamte Hälfte ungefähr 88 Proz. krankhafte Eier gelangt wären. Vielmehr ist aus den Resultaten mit vollster Sicherheit der Schluß abzuleiten, daß das nämliche Ei, das sich bei monospermer Befruchtung normal entwickelt hätte, durch Ueberfruchtung zu pathologischer Entwicklung veranlaßt wird.

Wenn man also auch Eier, die in so außerordentlicher Weise zur Polyspermie neigen, wie die des letzten Versuches, krankhaft nennen will, so besteht das „Krankhafte“ eben doch lediglich in dieser Neigung, insofern dieselbe bei Anwesenheit von großen Spermamengen für viele Eier verderblich ist. Keineswegs aber sind derartige Eier in ihrer Entwicklungsfähigkeit irgendwie defekt. Denn wie wir gesehen haben, entwickeln sie sich, wenn man sie durch genügende Verdünnung des Sperma zur Monospermie zwingt, alle normal. Und darauf allein kommt es uns an.

In diesem Zusammenhang ist nun besonders zu betonen, daß sämtliche Dispermiefälle, von denen im folgenden die Rede ist, aus tadellosen, völlig frischen Geschlechtsprodukten gewonnen und daß die Dispermie niemals auf andere Weise als durch Verwendung großer Spermamengen erzielt worden ist. Wenn also



auch die Möglichkeit, daß einer oder der andere der zu beschreibenden Keime sich auch ohne Dispermie krankhaft entwickelt hätte, nicht absolut auszuschließen ist, so ist dieser Fall doch so unwahrscheinlich, daß wir ihn bei den großen Zahlen, mit denen wir es zu tun haben, vernachlässigen dürfen.

Das Ergebnis dieser Vorversuche können wir in dem Satze zusammenfassen: das Eindringen zweier normaler Spermien in ein normales Ei führt zu pathologischer Entwicklung. Und man wird sagen dürfen, daß wir selten, vielleicht nirgends den wirklichen inneren Ausgangspunkt eines pathologischen Prozesses so klar übersehen wie hier: es ist eine uns genau bekannte quantitative Veränderung von lauter normalen Dingen, wodurch etwas Pathologisches entsteht.

### C. Die verschiedenen Typen der Dispermie.

Der gewöhnliche Verlauf in einem doppeltbefruchteten Ei ist nach den Feststellungen von FOL (52) und von O. und R. HERTWIG (73) der, daß sich beide Spermakerne mit dem Eikern zu einem einheitlichen ersten Furchungskern verbinden und daß im Umkreis dieses Kernes 4 Sphären auftreten, die nach der Kernauflösung die Chromosomen zu Äquatorialplatten zwischen sich anordnen. Zur Zeit, wo sich das normale Ei zweiteilt, erfolgt beim dispermen eine simultane Teilung in 4 Zellen, die sich dann durch reguläre Zweiteilung weiter vermehren. Wir wollen diesen ersten Hauptfall der Dispermie kurz als

#### I. Tetrastertypus

bezeichnen.

Was nun die Stellung der 4 Sphären eines solchen Tetrasters anlangt, so gibt es hier zwei Möglichkeiten, die manchmal bei den Eiern eines und desselben Weibchens in annähernd gleicher Menge vorkommen. Doch zeigen gewöhnlich die aus einem Muttertier stammenden Eier entweder mehr Neigung zur Befolgung der einen Stellung oder der anderen.

#### Ia. Ebener Tetrastertypus (sogenannter normaler Modus von DRIESCH).

Die 4 Zentren liegen in einer Ebene. Diese Ebene ist, wie ich am Strongylocentrotus-Ei mit seinem Pigmentring schon früher



(19, 20) festzustellen vermochte und jetzt bei allen darauf gerichteten Beobachtungen bestätigt fand, die von mir als „karyokinetische Ebene“ bezeichnete Ebene des Eies, d. h. diejenige auf der Eiachse senkrecht stehende, in der Nähe des Aequators gelegene Ebene, in welcher auch die beiden Pole der normalen ersten Furchungsspindel angetroffen werden. In dieser Ebene sind die 4 Zentren annähernd zu den Ecken eines Quadrats angeordnet, das in der Regel von der Eiperipherie ringsum gleichweit absteht, das aber auch mehr oder weniger exzentrisch liegen kann.

Die Furchung derartiger Eier hat DRIESCH in einer seiner ersten Studien (37) beschrieben. Zum Verständnis der aufeinander folgenden Teilungsrichtungen sei an die Furchung des normalen Eies erinnert, welches zuerst durch 2 meridionale Furchen in 4 gleich große, alle Eizonen enthaltende Zellen zerfällt, worauf die äquatoriale Furche jede dieser 4 Zellen in eine obere (animale) und eine untere (vegetative) Blastomere zerlegt. Am Strongylocentrotus-Ei geht der Pigmentring fast völlig in die 4 vegetativen Blastomeren über. Beim nächsten Teilungsschritt verhalten sich die animalen und die vegetativen Blastomeren verschieden. Während die ersteren durch weitere meridionale Furchen in einen einfachen Kranz von nunmehr 8 gleich großen Zellen (sogenannten Mesomeren) zerlegt werden, schnürt sich jede vegetative Blastomere in eine große, dem Aequator zugekehrte (sogenannte Makromere) und in eine kleine, polwärts gerichtete Zelle (sogenannte Mikromere) durch (Fig. I, p. 12). Beim Strongylocentrotus-Ei mit seinem Pigmentring ist durch die Pigmentlosigkeit des vegetativen Poles schon im ungefurchten Ei diese Mikromerenzone vorgezeichnet.

Beim dispermen Ei mit ebenem Tetraster zerfällt das Ei, wie aus der oben geschilderten Stellung der Zentren schon vorauszusagen ist, durch 2 simultan auftretende, aufeinander senkrecht stehende Furchen, deren Schnittlinie die Eiachse ist, simultan in 4 Quadranten, welche sonach hinsichtlich der polaren Plasmaverteilung den 4 Viertelblastomeren eines normalen Eies entsprechen, wie denn auch ein fertig durchgeteiltes dispermes Ei dieses Typus von einem auf dem Vierzellenstadium angelangten normalen ohne genaue Untersuchung der Zentrenstellung gar nicht zu unterscheiden ist. Allein in der weiteren Furchung tritt nun, wie schon FOL (52) angedeutet und DRIESCH (37) eingehend beschrieben hat, ein ganz konstanter Unterschied auf<sup>1)</sup>. Die 4 Blastomeren des dispermen

---

1) Vgl. hierzu die Bemerkungen in 27, p. 17.

Eies bringen nicht eine äquatoriale Furche zur Ausbildung, sondern jede erleidet nochmals eine meridionale Halbierung, so daß nun 8 in einer Schicht angeordnete, alle Eizonen vom animalen zum vegetativen Pol enthaltende Blastomeren vorhanden sind. Nun ers tritt die äquatoriale Furche auf, um 8 animale von 8 vegetativen Blastomeren zu scheiden. Ganz entsprechend der normalen Furchung spalten sich die letzteren in 8 Makromeren und 8 Mikromeren, wogegen die 8 animalen Zellen durch neue, annähernd meridionale Furchen einen Kranz von 16 Mesomeren liefern (Fig. II).

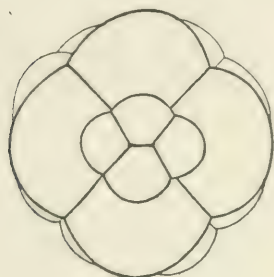


Fig. I.

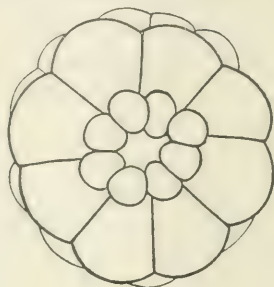


Fig. II.

Besonders rein zeigt sich dieser Furchungstypus bei Eiern, die durch Schütteln kurz nach der Befruchtung von ihrer Dotterhaut befreit worden sind. Hier, wo die Blastomeren nach keiner Richtung beengt sind, stellt sich das Achtzellenstadium häufig als ein Zellenring von äußerster Regelmäßigkeit dar, und auch die weiteren Stadien sind von einer schematischen Klarheit, wie sie die in ihre Dotterhaut eingeschlossenen dispermen Eier nach meinen Erfahrungen niemals zeigen.

#### Ib. Gekreuzter oder tetraëdrischer Tetrastertypus (sogenannter anormaler Modus von DRIESCH).

Die 4 Sphären sind zu den Ecken eines Tetraëders angeordnet, dementsprechend dann auch die 4 simultan entstehenden Blastomeren tetraëdrisch zueinander gestellt. In Bezug auf die Eistruktur habe ich an den wenigen daraufhin geprüften *Strongylocentrotus*-Eiern festgestellt, daß 2 Zentren in der karyokinetischen Ebene liegen, die 2 anderen mit ihrer Verbindungslinie darauf annähernd senkrecht stehen (Fig. IIIa). Die Vierteilung zerlegt also hier das Ei in 2 unter sich gleichwertige, alle Eizonen enthaltende Zellen

und in eine rein animale und eine rein vegetative (Fig. III b). Die weitere Furchung dieses Typus ist von DRIESCH gleichfalls festgestellt und innerhalb gewisser Grenzen variabel gefunden worden. Es entstehen niemals 8 Mikromeren, wie bei dem ebenen Tetrastertypus, sondern nur 6 oder 4. In den von mir beobachteten Fällen waren es 6, was aus der Art, wie die einzelnen Eibezirke auf die primären Blastomeren verteilt werden, leicht verständlich ist. Von den 4 Zellen des Tetraëders erhalten nämlich nur 3 einen Anteil der vegetativen Polkappe, d. h. des im Ei bereits vorgebildeten Mikromerenfeldes. Durch die nächste Teilung wird dieser Anteil einer jeden der 3 Zellen auf 2 Zellen verteilt, es sind dann also 6 zur Mikromerenbildung befähigte Zellen vorhanden.

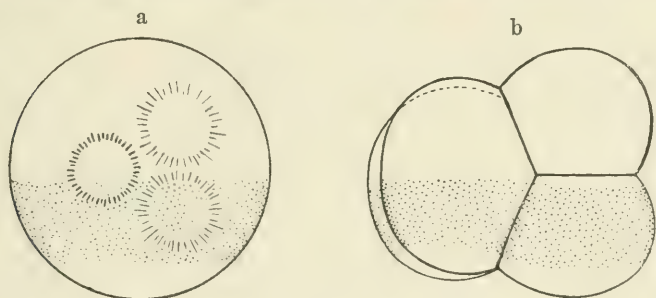


Fig. III.

Man sieht leicht ein, daß die Stellung der ersten Zentren nur ein wenig abzuweichen braucht, damit z. B. in die rechte untere Zelle nichts von der vegetativen Kappe übergeht. In diesem Fall werden nur 4 Mikromeren entstehen können.

Der Satz, in welchen DRIESCH seine Erfahrungen über diesen Furchungsmodus zusammengefaßt hat, ist auf Grund des Gesagten teils zu berichtigen, teils anders zu formulieren. Er sagt: „Von den Zellen jedes der 4 Pakete (d. h. von den Abkömmlingen der 4 primären Furchungszellen) sind 2 befähigt, Mikromeren zu bilden; sie tun es (eine oder beide) nur dann, wenn es vermöge der Lageordnung möglich ist, daß ihre Mikromeren sich mit den von den anderen Paketen gebildeten zusammenlagern können; nie liegen Mikromeren an differenten Stellen.“

Dieser Satz enthält in der Aussage, daß von jeder der 4 primären Blastomeren eines tetraëdrischen Tetrastereies Mikromeren abstammen können, ohne Zweifel einen Irrtum. Denn es ist eben geometrisch gar nicht möglich, daß die Abkömmlinge von 4



tetraëdrisch gestellten Zellen Mikromeren liefern, die nebeneinander liegen, oder kausal ausgedrückt, es ist unmöglich, daß bei tetraëdrischer Furchung des Eies die vegetative Polkappe, welche die Mikromeren liefert, auf mehr als 3 Zellen verteilt wird. Ich halte es daher für zweifellos, daß sich DRIESCH in der Deutung seiner jenen Satz illustrierenden Fig. 75, zu der er ja auch gerade die früheren Stadien nicht abgebildet hat, geirrt haben muß. Die 4 mit *M* bezeichneten Zellen dieser Figur können nicht jede von einer anderen der 4 primären Furchungszellen eines tetraëdrisch geteilten Eies stammen.

Es ist ferner klar, daß der Sachverhalt nicht so aufzufassen ist, daß Mikromeren nur dort entstehen, wo sie nebeneinander liegen können, sondern sie liegen nebeneinander, weil sie sich alle aus einem bestimmten Bezirk des Eies ableiten, der durch die Furchung auf benachbarte Zellen verteilt wird.

Warum nun in manchen dispermen Eiern die 4 Zentren in einer Ebene, in anderen tetraëdrisch aufgestellt sind, dies dürfte folgendermaßen zu erklären sein. Wie ich schon früher durch andere Versuche gezeigt habe (19), sind im Seeigelei hinsichtlich der Sphärenstellung zwei einander unter Umständen widerstreitende Tendenzen vorhanden. Das Ei besitzt eine bestimmte, in der Nähe des Äquators oder in ihm selbst gelegene Ebene, welche alle in der ersten Teilungsperiode vorhandenen Zentren in sich aufzunehmen sucht. In ihr liegen die 2 Zentren des Amphiasters, aber auch, wie oben berichtet, die 4 Zentren des ebenen Tetrasters, ja auch die 6 Pole eines trispermen Eies habe ich einmal alle in dieser Ebene gefunden. Welche Kraft die Zentren in dieser Ebene hält, ist uns unbekannt; nur so viel können wir aus der Pigmentierung des *Strongylocentrotus*-Eies ableiten, daß das Eiplasma senkrecht zur Achse geschichtet ist, also stofflich differente Zonen enthält, und daß die Zone, welche wir als karyokinetische Ebene bezeichnen, eine besondere Attraktion auf die Cytozentren ausübt<sup>1)</sup>. Bei der Kugelgestalt des normalen Eies braucht der Reiz nicht sehr groß zu sein, um diese Ebene vor allen übrigen größten Kreisen zu bevorzugen.

Eine zweite bei unserem Problem in Betracht kommende Erscheinung ist die Tendenz der Sphären, sich auf einen bestimmten Abstand voneinander zu entfernen. Dieser „Gleichgewichtsabstand“,

1) Vergl. hierzu auch meine Beobachtungen an Fragmenten (19, p. 152).



wie wir ihn nennen können, läßt sich nach den Feststellungen von M. BOVERI (4) an Sphären, die nicht durch Chromosomen aneinander gekoppelt sind, eruieren. Er ist, wie man sich durch Vergleich verschieden großer kugelliger Fragmente untereinander und mit ganzen Eiern überzeugen kann, nicht absolut konstant, sondern von den Dimensionen des Protoplasmakörpers abhängig. Was in diesem Satze für kugelige Objekte verschiedenen Volumens ausgesagt ist, gilt nun auch in entsprechender Weise bei Vergleich gleicher Protoplasma volumina von verschiedener Gestalt. Strecken wir ein normal befruchtetes Ei in einer zu seiner Achse senkrechten Richtung, so legen sich nach der HERTWIGSchen Regel die beiden Zentren in den längsten Durchmesser der zur Ellipse deformierten karyokinetischen Ebene und nehmen dabei, was eben für unsere Betrachtung vor allem wichtig ist, einen wesentlich größeren Abstand ein als im kugeligen Ei, wo die karyokinetische Ebene ein Kreis ist (vergl. die Figuren bei M. BOVERI). Ja es scheint mir, daß die in der HERTWIGSchen Regel ausgesprochene Einstellung in die — *ceteris paribus* — längste Protoplasmadimension direkt eine Konsequenz aus dem mit der Dimension wachsenden Entfernungsbestreben der Sphären ist; denn erst wenn die Sphären im längsten Durchmesser angekommen sind, ist ihrem Entfernungsbestreben in stabiler Weise Genüge geleistet.

Wir haben bisher nur den Spezialfall betrachtet, daß die längste Protoplasmadimension in die karyokinetische Ebene fällt. Es ist klar, daß, wenn die Streckung, die wir einem Ei geben, in der Richtung der Eiachse erfolgt oder schief zu ihr und der karyokinetischen Ebene steht, die Tendenz der Sphären, sich in die karyokinetische Ebene einzustellen, mit der anderen Tendenz, den möglichst größten Abstand voneinander zu gewinnen, i. e. der HERTWIGSchen Regel zu folgen, in Konflikt gerät. Ich habe schon früher mitgeteilt, daß bei diesem Widerstreit in manchen Fällen, speziell bei schiefer Streckung, die Eistruktur siegreich ist, die Zentren verbleiben in der karyokinetischen Ebene. In anderen Eiern aber und dann gewöhnlich fast in dem ganzen von einem Muttertier stammenden Material ist die Kraft der karyokinetischen Ebene schwächer, die Zentrenstellung folgt der HERTWIGSchen Regel.

Übertragen wir nun diese Erfahrungen auf die dispermen Eier, so ist dieses zuletzt erörterte, individuell verschiedene Verhalten der Eier aufs beste geeignet, die Verschiedenheit zwischen

der ebenen und der tetraëdrischen Zentrenstellung zu erklären. Ist die Eistruktur kräftig genug, so werden alle 4 Zentren in die karyokinetische Ebene gezwungen; ist sie es nicht, so tritt die Tendenz der Sphären, sich möglichst weit voneinander zu entfernen, in Wirksamkeit, wobei sofort ersichtlich ist, daß es die tetraëdrische Stellung ist, welche den Zentren den weitesten gegenseitigen Abstand gewährt. Im übrigen aber darf wohl angenommen werden, daß der Widerstreit der beiden Tendenzen dann am besten beglichen ist, wenn das eine Zentrenpaar in der karyokinetischen Ebene liegt, das andere dazu senkrecht steht.

## II. Doppelspindeltypus.

Ein zweiter, obgleich viel seltenerer Haupttypus dispermer Seeigeleier ist der, daß sich nur der eine Spermakern mit dem Eikern vereinigt, der andere selbständig bleibt. In diesem Fall entstehen gewöhnlich 2 völlig getrennte Spindeln, eine in ihrer Konstitution vollkommen normale „erste Furchungsspindel“ und eine „Spermaspindel“, wie die Brüder HERRWIG (73) diese zuerst von FOL beschriebene und von ihnen dann genauer studierte Figur genannt haben.

Man kann diesen Typus der Dispermie im Gegensatz zu dem Tetrastertypus, bei dem alle 4 Sphären durch Chromosomen zu einer einheitlichen mitotischen Figur verknüpft sind, als den Typus des doppelten Amphiasters oder kurz als den Doppelspindeltypus bezeichnen. Er dürfte vermutlich dann besonders leicht eintreten, wenn die beiden Spermaköpfe weit voneinander entfernt ins Ei eindringen und der eine den ihm nahe gelegenen Eikern sehr rasch an sich zieht. Dann sind, ehe der zweite herangekommen ist, die beiden Spermasphären schon so kräftig ausgebildet, daß ihre gegenseitige Abstoßung zur Geltung kommt<sup>1)</sup>; der zweite Spermakern mit seiner Sphäre bleibt nun selbständig.

Auch die 4 Pole dieser 2 Spindeln können, wie nach den obigen Erörterungen schon zu erwarten ist, in zweierlei Stellungen vorkommen; entweder die beiden Spindeln liegen parallel und dann in der karyokinetischen Ebene, oder sie stehen senkrecht zueinander, ihre Pole sind zu einem Tetraëder gruppiert.

Während man diesen letzteren Fall von dem tetraëdrischen Tetraster nicht ganz leicht unterscheiden kann, gibt es für den

---

1) Auf die gegenseitige Abstoßung der Spermasphären hat, soviel ich weiß, zuerst RÜCKERT (111) aufmerksam gemacht.

Fall der parallelen Spindelstellung ein sehr einfaches und für unsere Versuche sehr wichtiges Kennzeichen, um ihn auf dem Stadium, wo in beiden Spindeln die Aequatorialplatte ausgebildet ist, von dem ebenen Tetraster zu unterscheiden. Die zu einer Spindel verbundenen Pole stehen einander nämlich beträchtlich näher als die unverbundenen, wogegen im ebenen Tetraster die 4 Zentren ziemlich genau ein Quadrat formieren (vergl. Fig. IV). Es ist dies ein Ausdruck des von M. BOVERI festgestellten Gesetzes, daß allgemein ungekoppelte Sphären *ceteris paribus* weiter voneinander abstehen als gekoppelte.

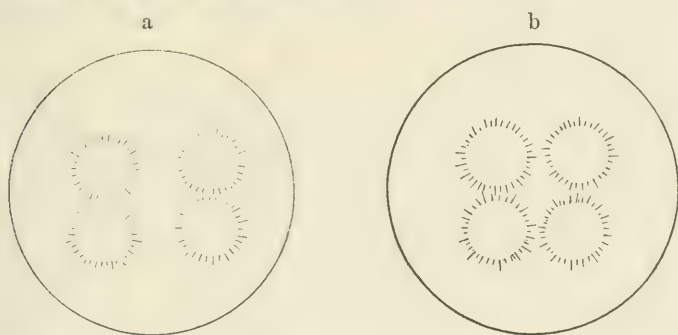


Fig. IV.

Was nun die Furchung dieser Doppelspindeleier anlangt, so ist dieselbe sehr variabel. Ich habe im Jahre 1897 (15) Erfahrungen mitgeteilt, wonach sich bei der Furchung der Seeigeleier eine dauernde Durchschnürung nur zwischen solchen Polen vollzieht, die Chromosomen zwischen sich haben. Es hat sich später durch die Untersuchungen von ZIEGLER (132), E. B. WILSON (130) und TEICHMANN (123) gezeigt, daß diese Regel keine allgemeine Geltung besitzt; allein so viel bleibt an dem von mir aufgestellten Satz richtig, daß sich zwischen nicht verbundenen Polen die Durchschnürung viel schwerer und in der Mehrzahl der Fälle überhaupt nicht vollzieht. Demgemäß furchen sich disperme Eier mit Doppelspindel nach meinen Erfahrungen fast ausnahmslos so, daß zunächst eine Zweiteilung des Eies eintritt; jede der beiden entstehenden Zellen ist in gewissem Sinne doppelwertig, sie besitzt von Anfang an 2 Sphären und 2 Kerne, die sich, entsprechend ihrer Herkunft, des einen aus einer normalen ersten Furchungsspindel, des anderen aus einer Spermaspindel, deutlich durch ihre verschiedene Größe unterscheiden (vergl. 27, Fig. D, p. 30). Dieser Zustand ist so charakteristisch, daß man einen derartigen Keim,



auch wenn man seine Vorgeschichte nicht verfolgt hat, mit Sicherheit auf unseren Typus beziehen kann.

Daß ein Ei mit Doppelspindel sich simultan in 4 Zellen durchgeschnürt hätte, habe ich unter den 37 von mir direkt beobachteten Fällen niemals gefunden; daß dieser Fall aber vorkommt, hat TEICHMANN (123) gezeigt und in seiner Fig. 7 (Taf. IX) abgebildet. Es wird übrigens unten von einem Pluteus aus einem dispermen Ei die Rede sein, das ich als simultan viergeteilt isoliert hatte und für welches nach der Beschaffenheit der Larve kaum bezweifelt werden kann, daß es, wie jenes von TEICHMANN beschriebene Objekt, nicht einen Tetraster, sondern 2 getrennte Spindeln enthalten hatte.

Endlich kommen Fälle vor, die auf der einen Seite dem ersten, auf der anderen dem zweiten Modus folgen, wo sich also das Ei simultan in 2 einwertige und eine doppelwertige Zelle spaltet, wie ich einen solchen Fall bereits früher beschrieben habe (27, p. 28, Fig. C). Es ist klar, daß je nach dem verschiedenen Verhalten während der ersten Teilungsperiode auch der weitere Verlauf der Furchung variabel sein muß, wozu als weiteres komplizierendes Moment noch kommt, daß die jeweils vorhandenen doppelwertigen Zellen sich wieder verschieden verhalten können, derart, daß sie simultan in 4, 3 oder 2 Zellen zerlegt werden.

So wird man nicht leicht 2 disperme Eier des Doppelspindeltypus finden, die sich in ihrer Furchung völlig gleich verhalten. Es mag genügen, hier als Beispiel einen besonders einfachen Fall kurz zu beschreiben.

Dieses Ei, von *Echinus microtuberculatus* stammend, war im Zustand der Doppelspindel isoliert worden und hatte sich dann in 2 doppelwertige Zellen geteilt, jede mit einem großen und einem kleinen Kern, wie ein solcher Fall schon früher (27, p. 30, Fig. D) mitgeteilt worden ist. In jeder dieser beiden Zellen entstanden dann, wie es die Regel ist, wieder 2 getrennte Spindeln, deren Stellung aus Fig. Va zu erschen ist. Alle 4 Spindeln befinden sich in einer Ebene, ohne Zweifel der karyokinetischen Ebene, und je 2 in der gleichen Zelle gelegene sind mit ihren der ersten Furche zugekehrten Polen viel weiter voneinander entfernt, als mit den beiden anderen, oder, wie man auch sagen könnte, sie stehen mit ihrer Achse annähernd tangential. Auch dieser Zustand ist sehr häufig; er läßt sich leicht auf die Verhältnisse des ebenen Tetrasters beziehen, wo in den 4 simultan entstandenen Blastomeren die Spindeln für die nächste Teilung gleichfalls alle



in der karyokinetischen Ebene und mit ihrer Achse tangential stehen.

Die Folge dieser Spindelstellung in unserem Keim ist eine Zerlegung jeder der beiden Blastomeren in 2 einwertige und eine doppelwertige Zelle (Fig. Vb). Die 4 Amphikaryen (links) sind von den 4 Monokaryen (rechts) an der Größe zu unterscheiden<sup>1)</sup>.

Nun würde beim ebenen Tetrastertypus die äquatoriale Furche folgen. Ganz entsprechend zeigen sich in unseren 4 einwertigen Zellen Spindeln, die auf den bisherigen Richtungen senkrecht

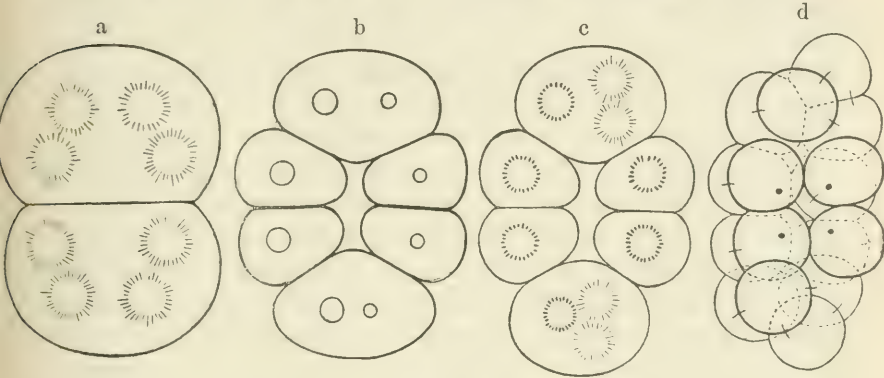


Fig. V.

stehen (in Fig. Vc erblickt man die Spindeln dieser 4 Zellen in polarer Ansicht). Auch in den doppelwertigen Zellen treten bei manchen Keimen 2 unter sich und mit jenen der einwertigen Zellen parallele Spindeln auf. In unserem Fall dagegen verhalten sich

1) Hinsichtlich der Terminologie ist 27, p. 3 zu vergleichen. An jener Stelle habe ich den einzelnen Vorkern, bezw. die durch Zweiteilung von ihm abstammenden Derivate Hemikaryen genannt, die aus 2 Vorkernen kombinierten Kerne und ihre Abkömmlinge Amphikaryen. Diese Benennungen sind seitdem auch von anderen Autoren gebraucht worden. Trotzdem möchte ich eine Modifikation derselben vorschlagen. Es ist nämlich für eine Weiterbildung dieser Terminologie vorteilhafter, anstatt Hemikaryon Monokaryon zu sagen. Auch ist dies insofern zutreffender, als ja der einzelne Vorkern einen ganzen Kern mit allen Kernqualitäten darstellt. Der Ausdruck Dikaryon oder Amphikaryon für den aus 2 Vorkernen zusammengesetzten Kern würde unverändert bleiben, ein aus Eikern und zwei Spermakernen zusammengesetzter Kern (bei der Dispermie) wäre ein Trikaryon, ein Kern, der 4mal die Elemente des Monokaryon enthält, von mir früher Diplokaryon genannt, wäre als Tetrakaryon zu bezeichnen.

die doppelwertigen Zellen abweichend und auch untereinander verschieden. Schon in Fig. Vb sieht man in der unteren doppelwertigen Zelle die beiden Kerne einander ziemlich nahegerückt; kurz vor der Auflösung waren sie dicht nebeneinander gelegen, und es entwickelte sich nun ein gekreuzter Tetraster (vergl. Fig. Vc, wo die 2 linken Sphären sich decken). In der oberen doppelwertigen Zelle dagegen sind wieder 2 getrennte Spindeln entstanden, deren Achsen gleichfalls senkrecht zueinander stehen.

Für die untere der beiden doppelwertigen Zellen ist es nach der Konstitution ihrer Teilungsfigur selbstverständlich, daß sie sich simultan in 4 Zellen teilt (Fig. Vd); aber auch die obere erfuhr eine simultane Vierteilung, obgleich hier die 4 Zentren nur paarweise durch Chromosomen verknüpft waren. Es verhielt sich diese Blastomere also so, wie das oben erwähnte, von TEICHMANN beobachtete Doppelspindel, bei dem die Spindelachsen gleichfalls gekreuzt waren. Es scheint nach diesen Befunden, daß bei gekreuzter Spindelstellung die Durchteilung zu einwertigen Zellen häufiger ist als bei paralleler Stellung. Außerdem aber kann es nach meinen Erfahrungen kaum bezweifelt werden, daß die Furchung zwischen nicht verbundenen Polen um so leichter eintritt, je kleiner die Zellen geworden sind. Die Beobachtungen von ZIEGLER (132) an einer kernlosen Blastomere sprechen im gleichen Sinne.

Damit ist also nun unser Keim in 16 einwertige Zellen zerlegt, deren weitere Teilung für uns kein spezielles Interesse darbietet. Nur sei erwähnt, daß beim nächsten Teilungsschritt von den 4 mit Punkten bezeichneten Zellen der Fig. Vd Mikromeren gebildet worden sind, wie es nach der ganzen Art der Furchung erwartet werden konnte.

### III. Triastertypus.

Ein dritter und für die Analyse der dispermen Entwicklung besonders wichtiger Typus ist der, daß nicht 4, sondern nur 3 Zentren auftreten und daß das Ei dann simultan in 3 Zellen zerfällt, die sich durch Zweiteilung weiter vermehren. Diese Abart der dispermen Furchung läßt sich dadurch hervorrufen, daß man die Eier kurz nach der Befruchtung schüttelt, wie man es tut, wenn man die Dotterhaut entfernen will. Daß man unter so behandelten Eiern nicht selten dreiteilige findet, hat schon MORGAN (95) beobachtet, der auch ihre weiteren Schicksale an einigen Exemplaren

verfolgt hat. Doch vermochte er über die Natur der Abnormität nicht zu einem bestimmten Resultat zu gelangen.

Meine Untersuchungen haben nun ergeben, daß diese Triaster-eier disperme Eier sind, in denen sich das eine Spermiozentrum nicht geteilt hat. Der erste Umstand, der mich zu dieser Auffassung brachte, war die Beobachtung, daß in allen Zuchten, welche viele Triastereier enthalten, stets in entsprechend großer Zahl Eier enthalten sind, die als „Monastereier“ schon anderwärts beschrieben worden sind<sup>1)</sup>. Diese Eier zeigen zur Zeit, wo in den normalen die zweipolige Spindel ausgebildet ist, eine einzige sehr große, annähernd im Zentrum gelegene Sphäre, der die Chromosomen in einer Kugelfläche angelagert sind. Bezüglich der weiteren Entwicklung dieser Eier, die uns hier nicht interessiert, verweise ich auf das vorige Heft dieser Studien. Da an manchen Monastereiern die Dotterhaut erhalten war, sie also befruchtet sein mußten, was auch sonst aus dem Parallelismus der inneren Vorgänge mit denen in Amphiastereiern und aus ihrer Chromosomenzahl zu schließen war, so blieb von vornherein keine andere Deutung übrig, als daß sich in derartigen Eiern infolge des Schüttelns das Spermiozentrum nicht geteilt hatte, im übrigen aber alle Vorgänge typisch abgelaufen waren. Die mit den Monastern zusammen vorkommenden Triaster erklärten sich dann so, daß in dispermen Eiern das Schütteln die Teilung des einen Spermiozentrums hintangehalten hatte, wogegen sie bei dem anderen eingetreten war. So muß eine dreipolige Figur entstehen.

Zur Prüfung dieser Annahme diene folgendes:

Nachdem ich schon bei allen früheren Versuchen die Erfahrung gemacht hatte, daß das Auftreten der Triaster immer einerseits mit dem der Monaster, andererseits mit der reichlichen Anwesenheit von Tetrastern (also dispermen Eiern) zusammentrifft, wurde zur zahlenmäßigen Feststellung dieser Verhältnisse folgender Versuch ausgeführt:

#### Versuch vom 20. März 1902.

Die tadellos reifen Eier eines Weibchens von *Strongylocentrotus* wurden in 2 Portionen geteilt, die eine mit sehr verdünntem, die andere mit sehr konzentriertem Sperma des gleichen Männchens im gleichen Moment gemischt. Nachdem überall das Abheben der Dotterhaut konstatiert war, wurde jede Portion wieder in 2 Hälften

---

1) Vergl. TH. BOVERI (24, 27), sowie M. BOVERI (4).



geteilt, die eine ruhig stehen gelassen, die andere geschüttelt. Und zwar wurde diese Prozedur an der schwach- und an der starkbesamten Eimasse gleichzeitig in gleich großen, gleich vollen Röhrchen vorgenommen, indem das eine mit der rechten, das andere mit der linken Hand möglichst symmetrisch bewegt wurde.

Es waren also dann 4 verschiedene Portionen vorhanden:

A. Wenig Sperma		B. Viel Sperma	
1. nicht geschüttelt,	2. geschüttelt	1. nicht geschüttelt,	2. geschüttelt

Sodann wurden von jeder Portion unter der Lupe 200 beliebige Eier isoliert und die erste Teilung abgewartet. Die Zahlen, in denen die verschiedenen Eitypen in den einzelnen Zuchten vorkamen, waren die folgenden:

	A. Wenig Sperma		B. Viel Sperma	
	1. nicht geschüttelt	2. geschüttelt	1. nicht geschüttelt	2. geschüttelt
Monaster	0	23	0	17
Amphiaster	198	175	175	155
Triaster	0	1	0	9
Tetraster	2	1	25	18
Polyaster	0	0	0	1
Summe:	200	200	200	200

Der Versuch zeigt zunächst wieder die Wirkung der Spermamenge auf die Zahl der Mehrfachbefruchtungen. Lassen wir die geschüttelten Portionen  $A_2$  und  $B_2$  wegen der uns in ihrer Bedeutung noch unbekannten Triaster beiseite und halten uns nur an die ungeschüttelten, so zählen wir in  $A_1$  2, in  $B_1$  25 Tetraster (disperme Eier), also dort 1 Proz., hier 12,5 Proz.

Für unsere gegenwärtige Betrachtung ist uns nun vor allem von Wichtigkeit der Einfluß des Schüttelns auf die Zahl der Pole. Suchen wir die Fälle mit ungerader Polzahl, also die Monaster und Triaster heraus, so finden wir, daß in den beiden ungeschüttelten Portionen diese beiden Rubriken ganz gleichartig mit 0 vertreten sind; bei den geschüttelten Portionen finden wir in  $A_2$  23 Monaster und 1 Triaster, in  $B_2$  17 Monaster und 9 Triaster, also dort 24, hier 26 Fälle. Daß also die ungerade Polzahl durch das Schütteln bedingt ist, ist hier in der klarsten Weise erkennbar.

Steht dies fest, so ist nun weiterhin von Wichtigkeit das Zahlenverhältnis von Monastern und Triastern je nach der Spermamenge. In  $A_2$  (wenig Sperma) sind diese



Zahlen 23 Monaster und 1 Triaster, in B<sub>2</sub> (viel Sperma) 17 Monaster und 9 Triaster, also dort 23:1, hier annähernd 2:1. Wir sehen also die Zahl der Triaster mit der Spermamenge, d. h. aber: mit der Zahl der Doppelbefruchtungen, steigen. Und in dieser Hinsicht ist uns schließlich noch von Wichtigkeit das Verhältnis in der Zahl der Triaster zu der der Tetraster.

Wir finden in:

			Tetraster	Triaster
A <sub>1</sub>	} nicht geschüttelt	wenig Sperma	2	0
B <sub>1</sub>		viel Sperma	25	0
A <sub>2</sub>	} geschüttelt	wenig Sperma	1	1
B <sub>2</sub>		viel Sperma	18	9

Wir konstatieren also nicht nur, daß der Triaster einerseits vom Schütteln, andererseits von der Zahl der Doppelbefruchtungen abhängt, sondern die eben angeführten Zahlen zeigen auch in überraschend klarer Weise, daß sich mit dem Auftreten der Triaster in einer Portion das der Tetraster entsprechend vermindert, daß also die Triaster durch Schütteln auf Kosten der Tetraster entstehen, wie die Monaster auf Kosten der Amphiaster.

So wenig schon angesichts dieser Tatsachen an der Richtigkeit unserer Erklärung von der Entstehung der Dreier gezweifelt werden kann, so gibt es nun doch einen direkteren Beweis, nämlich die Verfolgung im Leben. Es kann sich ja nur um zwei Möglichkeiten handeln: entweder in einem monospermen Ei ist die Zahl der Pole abnormerweise um einen erhöht, oder in einem dispermen ist sie abnormerweise um einen vermindert. Im ersten Fall wird auf einem früheren Stadium eine einfache Strahlung nachweisbar sein, an deren Stelle später 3 Sphären treten, im zweiten Fall werden zuerst zwei Strahlungen (Spermasphären) vorhanden sein, von denen sich später die eine verdoppelt, die andere nicht. Daß ein Triaster auf die letztere Art entstehen kann, habe ich, allerdings nur ein einziges Mal, direkt beobachten können. Aus einem in der beschriebenen Weise stark besamten und dann geschüttelten Eimaterial, in dem sich später viele Vierer und Dreier fanden, wurde ein dispermes Ei verfolgt, in welchem der eine Spermakern mit seiner Strahlung sich dem Eikern verbunden hatte, wogegen der andere abseits liegen blieb. Nach Auflösung der Kerne zeigte sich da, wo der vereinigte Ei- und Spermakern gelegen war, eine zweipolige Figur, an der Stelle des isolierten Spermakerns aber nicht auch eine solche (Spermaspindel), sondern nur eine einfache Sphäre, so daß also im ganzen drei vorhanden waren.

Aus dem Gesagten darf jedoch nicht geschlossen werden, daß in dispermen Eiern mit 3 Polen die eine Sphäre stets als Monaster abseits liegt. Im Gegenteil sind in weitaus den meisten Fällen die 3 Sphären zu einem einheitlichen Triaster mit äquidistanten Polen verbunden, und der beschriebene im Leben verfolgte Fall ist eine Ausnahme, genau wie der Doppelspindeltypus unter den vierpoligen Eiern. Wir hätten also von dem eigentlichen „Triaster-typus“ einen

#### IV. Amphiaster-Monaster-Typus

zu unterscheiden.

Ist durch den besprochenen Fall bewiesen, daß dreipolige Figuren unter Umständen durch Dispermie bedingt sind, so wäre damit nicht ausgeschlossen, daß sie vielleicht auch in monospermen Eiern durch simultane Dreiteilung des Spermiozentrums oder durch Auftreten einer „Oosphäre“ neben den beiden typischen Spermasphären entstehen könnten. Allein dies ist nach allem, was die angeführten Versuche ergeben haben, so unwahrscheinlich und müßte, wenn es vorkäme, eine so seltene Ausnahme sein, daß unsere später mitzuteilenden Ergebnisse dadurch kaum getrübt sein könnten. Doch sei gleich hier bemerkt, daß es in den Schlüssen, die wir aus den Schicksalen simultan dreiteiliger Eier ziehen werden, keine wesentliche Aenderung bedingen würde, wenn unter den 720 isoliert verfolgten Triasterkeimen einige aus monospermen Eiern stammen würden.

Ein dritter Weg endlich, um über die Herkunft der Dreier Aufschluß zu gewinnen, ist gegeben in der Feststellung der Chromosomenzahl. Stammt der Dreier aus einem dispermen Ei, so müssen in der dreipoligen Figur, bei  $x$  Chromosomen in jedem Vorkern,  $3 \times$  Chromosomen nachweisbar sein. Dies ist in der Tat der Fall. Nachdem ich an ganzen Triastereiern wenigstens annähernd die zu postulierende Zahl hatte konstatieren können, vermochte Herr F. BALTZER, der auf meine Anregung hin diese Verhältnisse an Schnitten untersuchte, in den Triasterfiguren mit voller Genauigkeit die der Dispermie zukommende Chromosomenzahl festzustellen. Und eine gleich exakte Bestimmung mit dem gleichen Ergebnis habe ich an einigen Dreierkeimen ausgeführt, die beim Uebergang vom 6- zum 12-zelligen Stadium abgetötet waren, worauf ich unten zurückkomme. Damit ist also ein dritter Beweis für die disperme Natur der Triastereier geliefert.

Gehen wir nun noch kurz auf die Furchung dieses Typus ein,

so ist alles Wesentliche, was darüber zu sagen ist, bereits von MORGAN (95) mitgeteilt worden. Der Triaster liegt stets in der karyokinetischen Ebene des Eies, und die erste Teilung liefert also 3 Blastomeren, welche alle Eizonen enthalten. Wie nun im normalen Ei und im dispermen Ei mit ebenem Tetraster die durch den ersten Teilungsschritt gebildeten Zellen nochmals eine meridionale Teilung erleiden, so ist das auch bei den Dreiern der Fall. Es entsteht ein Ring von 6 Zellen, die dann durch die äquatoriale Furche in 6 animale und 6 vegetative Blastomeren zerlegt werden. Die ersteren liefern bei der nächsten Teilung 12 Mesomeren, jede vegetative Zelle teilt sich in Makromere und Mikromere. Dieses aus 24 Zellen bestehende Stadium ist in Fig. VI in der Ansicht vom vegetativen Pol wiedergegeben.

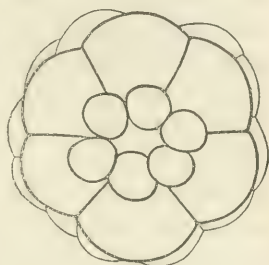


Fig. VI.

Wenn feststeht, daß das Schütteln nach der Befruchtung in den Eiern eine Tendenz hervorruft, die Teilung des Spermozentrums zu unterdrücken, so ist zu erwarten, daß in manchen dispermen Eiern durch das Schütteln die Teilung beider Spermozentren hintangehalten wird, in welchem Fall im allgemeinen ein typischer Amphiasster entstehen müßte, der sich von einer normalen ersten Furchungsspindel nur durch die Zahl seiner Chromosomen unterscheiden ließe. Wir hätten von einem „Amphiasstertypus“ des dispermen Eies zu sprechen. In der Tat hat TEICHMANN (123) einen Fall beschrieben und in seiner Fig. 14a (Taf. XI) abgebildet, wo in einem wurstförmig gestreckten dispermen Ei von Echinus eine zweipolige Teilungsfigur entstanden war, und zwar kann es nach der ganzen Konfiguration nicht zweifelhaft sein, daß jedes der beiden Zentren einem Spermozentrum entspricht. Da das Ei zum Zweck der Deformierung geschüttelt worden war (ob vor oder nach der Befruchtung, ist allerdings aus der Beschreibung von TEICHMANN nicht ersichtlich), so hätten wir also in diesem Fall eine Bestätigung unseres Resultats<sup>1)</sup>. Aller-

1) Für *Ascaris megalocephala* ist ZUR STRASSEN (120) schon vor längerer Zeit zu dem Schluß geführt worden, daß disperme Eier (Rieseneier) unter Umständen eine normale zweipolige Spindel bilden. Er war der Meinung, daß in diesen Fällen je 2 Sphären sekundär wieder miteinander verschmolzen seien. Ich habe dem-



dings gibt TEICHMANN für seinen Fall an, daß die beiden Sphären nicht zu einer Spindel zusammengesetzt gewesen seien, sondern als Monaster bestanden hätten, von denen der eine die Elemente des Eikerns und des einen Spermakerns, der andere die des anderen Spermakerns enthielt. Trifft dies zu, was mir allerdings aus den Figuren von TEICHMANN nicht völlig sicher bewiesen zu sein scheint, so hätten wir diesen Typus als den des „Doppelmonasters“ -- analog dem Doppelspindeltypus -- zu unterscheiden.

Da für das Problem der dispermen Entwicklung das Schicksal solcher dizentrischer Eier von einer gewissen Wichtigkeit wäre, habe ich mich öfter bemüht, derartige Fälle im Leben zu finden,

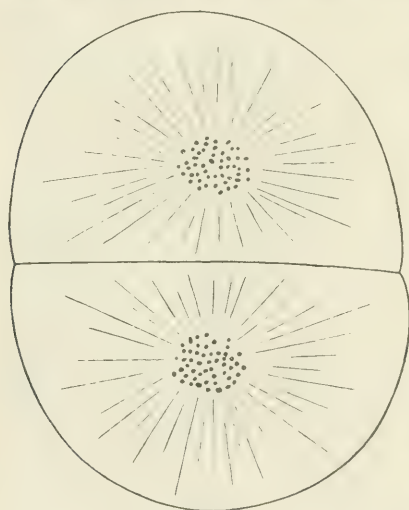


Fig. VII.

jedoch vergebens. Und es ist einleuchtend, daß es ein großer Zufall wäre, bei Verfolgung lebender dispermer Eier diese jedenfalls sehr seltene Art von Abnormität zu finden. Denn sie kann nur dann festgestellt werden, wenn man das Ei von Anfang an verfolgt hat. Kurz vor der Teilung wird ein solches Ei genau so aussehen wie ein normal befruchtetes, und es wird sich, nach allen unseren Erfahrungen, auch in genau der nämlichen Weise furchen. Daß aber in meinen Zuchten solche Fälle gewesen sind, schließe ich daraus, daß ich in einem Ei

von *Strongylocentrotus*, das aus geschütteltem Material mit zahlreichen Monastern und Triastern stammte, die Chromosomenzahl 51 fand, während in normal befruchteten Eiern dieser Zucht

gegenüber darauf aufmerksam gemacht (16), daß die Gründe, die ihn zu dieser Auffassung geführt haben, nicht zwingend seien; und die Idee einer Verschmelzung von Sphären möchte ich auch heute noch für verfehlt halten. Dagegen muß ich es jetzt mit ZUR STRASSEN für höchst wahrscheinlich erklären, daß die fraglichen von ihm beschriebenen Eier mit zweipoliger Spindel wirklich dispermen waren, und daß, wie wir es oben für Echiniden konstatiert haben, diese Fälle auf einer Unterdrückung der Teilung der Spermiozentren beruhen.



die Zahl 34 zu konstatieren war. Das betreffende Ei befand sich, als es getötet wurde, im Uebergang vom Zwei- zum Vierzellenstadium und war beim Schneiden so glücklich getroffen worden, daß sich in beiden Zellen die Tochterplatten von der Fläche präsentierten. Ein Schnitt aus dieser Serie, der 2 Tochterplatten enthält, ist in Fig. VII wiedergegeben; man zählt in beiden Platten 51 ( $3 \times 17$ ) Chromosomen.

Außer den beschriebenen Haupttypen kommen noch andere vor, so vor allem Fälle, wo eine oder 2 von den 4 Sphären nicht mit Chromosomen in Verbindung getreten sind. Diese Objekte weichen aber in ihrer Furchung so sehr vom Normalen ab und sind in ihrer weiteren Entwicklung so unregelmäßig und unkontrollierbar, daß sie für unsere Zwecke nicht in Betracht kommen können.

Die besprochenen Typen seien zum Schluß in Tabellenform übersichtlich zusammengestellt.

A. Tetracentrische disperme Eier (das gewöhnliche Verhalten).

Alle 4 Sphären durch Chromosomen verbunden	I. Tetraster- Typus	$\left\{ \begin{array}{l} \text{a) ebener Tetraster} \\ \text{b) gekreuzter Tetraster} \end{array} \right.$
---	------------------------	---

Die 4 Sphären paarweise durch Chromosomen verbunden, und zwar so, daß die eine Spindel die Elemente des Eikerns und des einen Spermakerns, die andere die des zweiten Spermakerns enthält	II. Doppelspindel-Typus	$\left\{ \begin{array}{l} \text{a) ebene Doppelspindel} \\ \text{b) gekreuzte Doppelspindel} \end{array} \right.$
--	-------------------------	---

B. Trizentrische disperme Eier (entstanden durch Unterdrückung der Teilung des einen Spermiozentrums).

Alle 3 Sphären durch Chromosomen verbunden	III. Triaster-Typus
---	---------------------

2 Sphären zu einer Spindel verbunden, welche die Chromosomen des Eikerns und des einen Spermakerns enthält, die dritte Sphäre mit den Chromosomen des zweiten Spermakerns selbständig	IV. Amphias-ter-Monaster-Typus
---	--------------------------------

C. Dizentrische disperme Eier (entstanden durch Unterdrückung der Teilung beider Spermiozentren).

Die beiden Sphären durch  
die Chromosomen des Eikerns und beider Spermakerne zu einer Spindel verbunden . . . . . V. Amphiaster-Typus

Die beiden Sphären als  
Monaster selbständig, die eine mit den Chromosomen des Eikerns und des einen Spermakerns, die andere mit denen des zweiten Spermakerns . VI. Doppelmonaster-Typus

## **D. Ueber die mitotischen Vorgänge in dispermen Eiern und über die Kernverhältnisse der daraus hervorgehenden Keime.**

Sehr eingehende und wertvolle Angaben über die Konstitution und Bildung der Teilungsfiguren in überfruchteten Eiern verdanken wir den Brüdern HERTWIG, die in ihren experimentellen Studien von 1887 eine große Zahl einschlägiger Beobachtungen mitgeteilt haben. Allein eine einheitliche Auffassung der Verhältnisse blieb den beiden Forschern, die auf diesem Arbeitsfeld so viele unvergängliche Fundamente gelegt haben, versagt; und es tritt uns hier ein Beispiel entgegen, wie die Aufdeckung einer einzigen neuen Tatsache plötzlich ein ganzes weites bis dahin dunkles Gebiet zu erhellen vermag. Dieser Fortschritt war die Entdeckung der Teilung der Centrosomen und damit zugleich ihres individuellen Fortbestehens. In der Betrachtungsweise der Brüder HERTWIG war der „Kern“ noch jenes, trotz Differenzierung in verschiedene Bestandteile, einheitliche Gebilde, als das man ihn nach einer Fülle älterer Beobachtungen anzusehen sich gewöhnt hatte. Der Kern bestand während der Teilung fort als „Kernspindel“, die Pole der karyokinetischen Figur waren die „Kernenden“, welche mit dem Protoplasma in Beziehung treten und in ihm eigentümliche Wirkungen entfalten; die Zahl dieser Kernpole aber schien abhängig zu sein von der Größe des Kerns, der je nach seiner Menge eine verschiedene Zahl von Tochterkernen liefern sollte. Besondere Annahmen mußten ersonnen werden, um das Vorhandensein leerer Strahlensysteme im Protoplasma zu erklären.

An die Stelle dieser Auffassung trat die Lehre vom Dualismus der Kernteilungsphänomene. Der karyokinetische Vorgang ließ sich zerlegen in zwei zwar typischerweise streng gesetzmäßig ineinander greifende, aber doch bis zu einem hohen Grad voneinander unabhängig ablaufende cyklische Prozesse: den Kreislauf des Chromatins und was mit ihm zusammenhängt, und den Kreislauf der Cytozentren. Was man Kernpole genannt hatte, sind uns jetzt die vom Kern ganz unabhängigen, zur Sphärenbildung befähigten Cytozentren, die „Kernspindel“ nichts anderes als 2 Sphären, welche Chromosomen zwischen sich gefaßt haben, die reine Protoplasmastrahlung eine Sphäre, der es nicht gelungen ist, sich mit Chromosomen in Verbindung zu setzen. Nicht der Kern bestimmt die Zahl der Teilungspole, sondern diese Zahl bestimmt sich ausschließlich aus der Zahl der vorher vorhandenen Cytozentren und den ihnen innewohnenden Vermehrungsgesetzen<sup>1)</sup>. Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.

Muß auch sofort hinzugefügt werden, daß diese Skizze nicht alles trifft, was wir an Kernteilungsphänomenen kennen, daß Zustände und wahrscheinlich ursprünglichere bestehen, wo diese

---

1) In einem kürzlich erschienenen Aufsatz (104) hat sich C. RABL über diese Fragen ausgesprochen. Meine Ausführungen über das Verhältnis der Centrosomenteilung zur Zellteilung (17) werden darin (p. 77) mit dem Urteil abgetan: „Worte, sonst nichts“. — Kurz wie diese Kritik sei auch die Erwiderung. Was ich geschrieben habe, sind freilich nichts anderes als Worte. Denn Worte sind eben das einzige Mittel, durch das man einem anderen seine Meinung zur Kenntnis bringen kann. Dabei werden jedoch noch einige Voraussetzungen gemacht, zunächst die, daß der andere diese Worte liest. Und da die Art, wie C. RABL meine Äußerungen zitiert, deutlich zeigt, daß er sich nicht die Mühe hat nehmen mögen, diese erste Bedingung zu erfüllen, so halte ich es für überflüssig, meine Ergebnisse gegen ihn zu verteidigen. — Noch an einer anderen Stelle kommt C. RABL auf die Centrosomen zu sprechen, und zwar, um E. VAN BENEDEN den „Begründer der Lehre von der Kontinuität der Centrosomen“ zu nennen (p. 63). Es kann dem Autor nicht unbekannt geblieben sein, daß genaue Daten vorliegen, aus denen hervorgeht, daß VAN BENEDENS erste Mitteilung über die Teilung der Centrosomen nach der meinigen erschienen ist; und auch das Weitere darf ich bei C. RABL als bekannt voraussetzen, daß ich die bei ihm abermals auftretende Art der Geschichtschreibung zweimal (17, 28) nachdrücklich zurückgewiesen habe. Ich würde es mutiger finden, wenn C. RABL mich direkt der Anmaßung fremden Eigentums beschuldigen würde, anstatt daß er dies nur indirekt durch Verschweigung meines Namens tut.



scharfe Sonderung nicht durchführbar ist, und daß es regulatorische Prozesse gibt, die unser einfaches Schema komplizieren<sup>1)</sup>: daran besteht kein Zweifel mehr, daß die Mitose bei den meisten Metazoen sich auf das in obigen Sätzen skizzierte Schema zurückführen läßt. Und es darf betont werden, daß nur da, wo sich der Kernteilungsvorgang klar in jene beiden Prozesse zerlegen läßt, Experimentaluntersuchungen über die Kernkonstitution, wie sie uns hier beschäftigen, überhaupt möglich sind.

Die Erkenntnis der Centrosomen als besonderer neben dem Kern bestehender Zellenorgane führte aber zugleich zu einer Förderung unserer Einsicht in die Befruchtungserscheinungen, deren Verhältnis zur Teilung des Eies sich nun klar herausstellte. Es ergab sich, daß die beiden normalen Furchungszentren Abkömmlinge eines dem Spermium angehörigen Zentrums sind, und damit war auch sofort ein Verständnis gewonnen für die mitotischen Erscheinungen bei der Mehrfachbefruchtung, indem sich ganz allgemein der Satz aufstellen ließ: das Ei enthält doppelt so viele Furchungszentren, als Spermaköpfe in dasselbe eingedrungen sind<sup>2)</sup>.

Legte schon die Tatsache, daß sich die mitotische Figur aus der Kombination der vorhandenen Sphären und Chromosomen jedes Mal neu aufbaut, eine Analyse der Gesetze dieser Verknüpfung nahe, so wurde diese Untersuchung noch dringender gefordert, nachdem eine Reihe von Befunden die Idee eines individuellen Fortbestehens der Chromosomen im ruhenden Kern gezeitigt hatten. Solange man das Chromatin als eine gleichartige Substanz betrachten konnte, die sich nur zum Zweck leichteren Transports während der Mitose in einzelne Stücke segmentierte, um dann wieder zusammenzufließen und sich nun je nach Bedürfnis zu vermehren, lag kaum eine Veranlassung vor, sich zu fragen, wie die Chromosomen in einer mehrpoligen Mitose verteilt werden. Ein wichtiges Problem entstand hier erst durch den Nachweis, daß jeder Tochterkern die ihm zugewiesene Zahl von Chromosomen unverändert bewahrt und auf seine Abkömmlinge weiter vererbt.

---

1) Hierüber sind vor allem die Arbeiten von R. HERTWIG einzusehen.

2) Vergl. TH. BOVERI (6). In Fällen, wo viele Spermien eingedrungen sind, scheint dieses klare Verhältnis dadurch gestört zu werden, daß nicht selten die Teilung einzelner Spermiozentren unterdrückt wird, wie dies ja nach den Darlegungen im vorigen Abschnitt selbst bei Monospermie vorkommen kann.



Wie alle diese besprochenen Gesichtspunkte zunächst an dem schematisch einfachen Objekt, dem Ei des Pferdespulwurms, gewonnen worden waren, so gilt dies auch für die Gesetze, nach denen sich die Verbindung zwischen den Sphären und den Chromosomen regelt. Die für unsere Betrachtungen wichtigen lassen sich in folgende Hauptsätze formulieren:

1) Der Kern trifft, mag die Zahl der Cytozentren sein, welche sie will, unter allen Umständen die gleichen Vorbereitungen zur Teilung, d. h. es tritt die dem Kern seiner Genese nach zukommende Zahl von Chromosomen auf, deren jedes sich stets in 2 Tochterchromosomen spaltet.

2) Diese Zweiteilung wird im Mutterelement vorbereitet durch eine Art von Bipolarität, derzufolge jedes Element mit zwei Sphären in Verbindung treten kann. Ist diese Verknüpfung mit 2 Sphären eingetreten, so ist das Chromosom gleichsam gesättigt, eine Verbindung mit weiteren Sphären findet nicht statt.

3) Die einzelnen Chromosomen sind nicht für bestimmte Zentrenpaare prädestiniert, sondern ihre Einordnung zwischen die Sphären einer mehrpoligen Figur ist Sache des Zufalls. Im allgemeinen werden es die einem Chromosoma nächstgelegenen beiden Sphären sein, die sich seiner bemächtigen und es in der Mitte zwischen sich zur Ruhe bringen<sup>1)</sup>.

Daß diese Gesetze auch für das Seeigeelei gelten, läßt sich schon aus den HERTWIGSchen Figuren ableiten, welche die verschiedensten Verknüpfungen der vorhandenen Pole zu „Spindeln“ darbieten, worin sich eben einerseits die beschränkte Bindungsfähigkeit einen jeden Mutterchromosoma an nur 2 Sphären, andererseits die Zufälligkeit der im einzelnen Fall eintretenden Kombinationen äußert.

Nach diesen Vorbemerkungen sei nun für die einzelnen im vorigen Abschnitt unterschiedenen Typen der Dispermie betrachtet, wie sich die Chromosomen auf die entstehenden Tochterzellen verteilen.

Dabei können wir von dem Amphiaster- und Doppelmonaster-typus ganz absehen, nicht nur weil die bei diesen Konstellationen gegebenen Verhältnisse ohne weiteres klar sind, sondern auch weil Fälle dieser Art bei unseren späteren Betrachtungen nicht vorkommen. Auch der Doppelspindeltypus unter den tetrazentrischen

---

1) Bezüglich genauerer Darlegung des hier kurz Zusammengefaßten verweise ich auf meine früheren Arbeiten (9, 15, 26).

Eiern, sowie der des kombinierten Amphiasters und Monasters unter den trizentrischen, lassen sich für diejenigen Fälle, wo jede Sphäre eine Tochterzelle um sich abgrenzt, sehr einfach erledigen. Beim Doppelspindeltypus entstehen unter dieser Voraussetzung 4 Zellen; 2 von ihnen enthalten typische Amphikaryen, die beiden anderen Monokaryen (Abkömmlinge des isolierten Spermakerns). Der Amphiaster-Monastertypus liefert 3 Zellen, von denen gleichfalls zwei echte Amphikaryen besitzen, während die dritte nur die Elemente des selbständigen Spermakerns enthält. Da diese letzteren Chromosomen sich aber während des Monasterzustandes ganz regulär zweiteilen, besitzt auch diese dritte Zelle die typische Chromosomenzahl des Amphikaryon.

Wie oben (p. 17) dargelegt, tritt beim Doppelspindeltypus simultane Verteilung der Eier nur höchst selten ein. Beim Amphiaster-Monastertypus scheint simultane Dreiteilung zwar relativ häufiger zu sein, doch habe ich auch hier einen Fall verfolgt, wo sie nicht zu stande kam. Auf die Chromatinzustände, die sich dann ergeben, komme ich unten zurück.

Eine eingehendere Betrachtung verlangt nun der Tetrastertypus, wobei wir davon absehen können, welche von den beiden Modifikationen: eben oder gekreuzt, vorliegt. Wir wollen die Chromosomenverteilung zuerst hinsichtlich der Zahlenverhältnisse und dann nach den verschiedenen Kombinationsmöglichkeiten betrachten.

Enthält jeder Vorkern 18 Chromosomen, was für die meisten Seeigelarten die typische Zahl zu sein scheint, so besitzt die normale erste Furchungsspindel 36 Elemente; diese spalten sich in je 2 Tochterelemente, jede Tochterzelle erhält eines von diesen, also wieder 36 Elemente.

Das disperme Ei enthält  $3 \times 18 = 54$  Chromosomen, die beim Tetrastertypus nach Zufall zwischen die 4 Sphären verteilt werden. Eine der zahllosen möglichen Kombinationen ist in Fig. VIIIA skizziert; die Anzahl der in jeder Äquatorialplatte enthaltenen Chromosomen ist durch Ziffern bezeichnet. Die Chromosomen erfahren hier ihre Zweiteilung, die Tochterchromosomen rücken auseinander; jeder Pol bezieht Tochterelemente aus 2 Spindeln<sup>1)</sup>, wie dies in Fig. VIIIB zu sehen ist. In Fig. VIIC endlich sehen

---

1) In Fällen, wo auch in der Diagonale des Zentrenquadrates eine Spindel entwickelt ist, erhalten 2 Pole Chromosomen aus je 3 Spindeln; prinzipiell ändert sich dadurch nichts.

wir den Chromatinbestand der 4 simultan entstandenen Tochterzellen. Die Gesamtsumme der Chromosomen in diesen 4 Zellen muß, wie auch die Verteilung sein mag, stets  $2 \times 54 = 108$  betragen. Würde, was vorkommen könnte, die Verteilung eine so gleichmäßige sein, daß jede der 4 Zellen die nämliche Zahl erhielte, so wären dies 27 Chromosomen in jeder Blastomere, also  $\frac{1}{4}$  weniger als bei der normalen Entwicklung.

Ich habe in dem Beispiel der Fig. VIII sehr große Zahlen-differenzen in den Aequatorialplatten angenommen, wie solche nach meinen Erfahrungen nur selten vorkommen. Es geschah dies vor allem deshalb, um zu zeigen, daß die Unterschiede im Chromatinbestand der Tochterzellen stets erheblich kleiner ausfallen müssen, als die Differenzen in der Chromosomenzahl der Aequatorialplatten betragen haben. Hier wird in unserem Schema (Fig. VIIIa) die

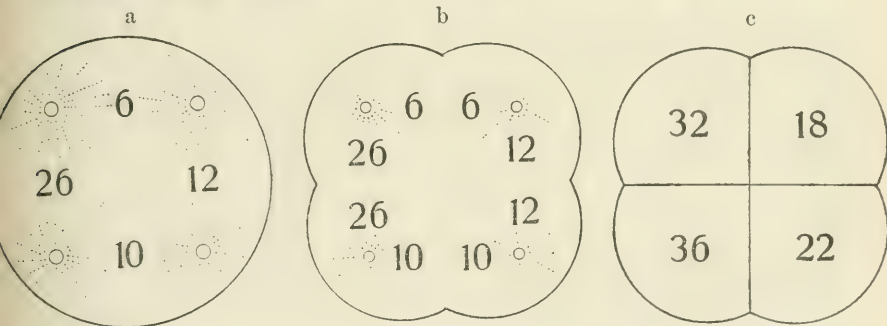


Fig. VIII.

kleinste Zahl (6) von der größten (26) um mehr als das Vierfache übertroffen, wogegen nach der Teilung (Fig. VIIIc) der größte Tochterkern mit 36 Chromosomen den kleinsten mit 18 nur um das Doppelte übertrifft. Es rührt dies daher, daß sich der Chromatinbestand eines jeden Tochterkerns aus 2 Aequatorialplatten rekrutiert.

Fassen wir nun die 54 Chromosomen einzeln ins Auge, so folgt aus unseren Gesetzen unmittelbar, daß von irgend einem Chromosoma x nur 2 Tochterzellen einen Anteil erhalten, wogegen die beiden anderen von diesem bestimmten Chromosoma nichts bekommen. Führen wir dies, der leichteren Uebersicht halber, anstatt für 18 Chromosomen in jedem Vorkern, für 4 durch, so mögen diese durch Buchstaben als a, b, c, d unterschieden sein. Dabei bedeuten diese Buchstaben vorläufig nichts anderes als Unterscheidungszeichen für die als selbständige Körper vor-



liegenden Chromosomen. Sind die Elemente des Eikerns a, b, c, d, so könnten diejenigen der beiden Spermakerne als e, f, g, h, bzw. i, k, l, m bezeichnet werden. Wir wollen jedoch aus

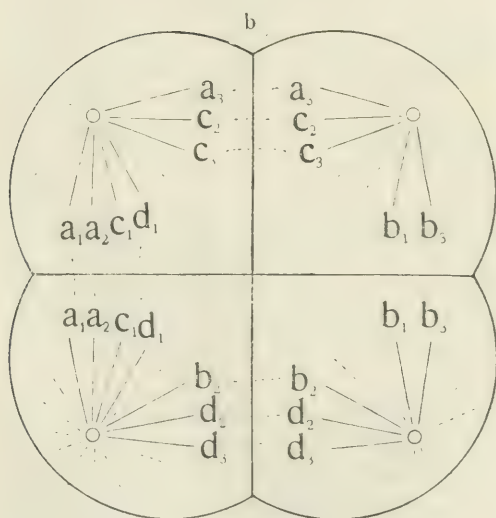
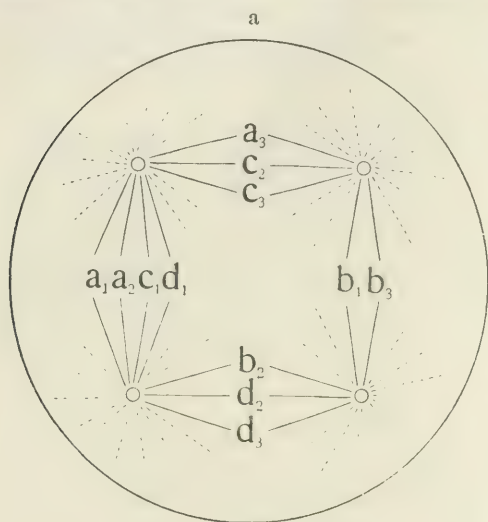


Fig. IX.

Gründen, die sich unten ergeben werden, für jeden Vorkern die nämlichen Buchstaben wählen und die Kernangehörigkeit durch Indices unterscheiden. Es seien die Chromosomen des Eikerns  $a_1, b_1, c_1, d_1$ , die des einen Spermakerns  $a_2, b_2, c_2, d_2$ , die des zweiten Spermakerns  $a_3, b_3, c_3, d_3$ .

Eine der möglichen Anordnungen im Tetraster ist in Fig. IXa dargestellt; Fig. IXb zeigt den aus dieser Konstellation sich ergebenden Chromatinbestand der 4 Tochterzellen. Das Resultat dieser Betrachtungen läßt sich in den Satz zusammenfassen:

Die 4 simultan entstehenden Zellen eines dispermen Tetraster-eies enthalten nicht nur im Durchschnitt um  $\frac{1}{4}$  weniger Chromosomen als die Blastomeren eines

normalen Keimes, sondern auch im allgemeinen verschiedene Zahlen und, selbst bei gleicher Zahl, ganz verschiedene Kombinationen.

Prinzipiell ganz gleich verhalten sich die Triastereier, so daß an dieser Stelle nur über die dabei auftretenden Zahlenverhältnisse eine Bemerkung nötig ist. Da diese Eier, wie die Tetrastereier,  $3 \times 18 = 54$  Chromosomen enthalten, deren 108 Tochterchromosomen aber nur auf drei Zellen verteilt werden, so treffen im Durchschnitt auf jede der 3 primären Blastomeren 36 Elemente, d. i. die normale Chromosomenzahl des Amphikaryon. Aber auch hier wird diese gleichmäßige Verteilung nur als Ausnahme vorkommen, und ebenso werden die Chromosomen in den verschiedensten Kombinationen auf die 3 Blastomeren verteilt werden.

---

Von der größten Bedeutung für das Problem der dispermen Entwicklung ist nun die Frage, wie sich die Chromatinverhältnisse in den Abkömmlingen der durch die simultane Vier- oder Dreiteilung des Eies gebildeten primären Blastomeren gestalten. Wir wissen, daß die weitere Zellenvermehrung im dispermen Keim durch Zweiteilung geschieht. Falls also nicht besondere regulatorische Prozesse eintreten, muß sich der Kernbestand einer jeden primären Blastomere auf alle ihre Descendenten forterben. Daß es sich in der Tat so verhält, ist nicht zu bezweifeln. Schon früher habe ich für *Ascaris megalocephala* gezeigt — und dies ist seither von verschiedenen Seiten bestätigt worden — daß sich die abnorme Chromosomenzahl des Eies von einer Zellgeneration zur nächsten unverändert erhält; und für Echiniden konnte ich neuerdings (27) ein Gleiches sicher bis zur Gastrula nachweisen, nachdem es schon vorher durch MORGAN (96) und STEVENS (116) für die ersten Furchungsstadien bekannt war.

Aber noch eine andere wichtige Tatsache ergab sich bei dieser Feststellung, nämlich die, daß man bei einer Echinidenlarve schon aus der Größe der ruhenden Kerne ziemlich genaue Schlüsse auf die Zahl der in ihnen enthaltenen Chromosomen ziehen kann, ein Umstand, der deshalb so wertvoll ist, weil in älteren Larven Mitosen überhaupt selten und so winzig klein sind, daß eine exakte Zählung der Chromosomen kaum jemals ausgeführt werden kann. Da diese Beziehung zwischen Kerngröße und Chromosomenzahl bei unseren folgenden Betrachtungen eine besonders große Rolle spielt, war es nötig, hierüber eine spezielle Untersuchung anzustellen. Ihrer Ausarbeitung ist das V. Heft dieser Studien gewidmet, auf welches bezüglich aller Einzelheiten verwiesen werden muß. Es konnte dort durch die Vergleichung von Keimen oder Keimesteilen, für welche die Chromosomenzahl der Ausgangszellen sicher bekannt

war, dargetan werden, daß die Kerngrößen der Larven der Chromosomenzahl der Ausgangszellen entsprechen, und zwar so, daß die Kern-Oberfläche der Chromosomenzahl proportional ist.

Steht dies aber fest, so sind wir nun umgekehrt in der Lage, aus der verschiedenen Kerngröße in den einzelnen Bezirken einer Larve Rückschlüsse auf den Anfang der Entwicklung zu machen. In zweierlei Hinsicht sind solche Schlüsse möglich, einmal insofern, als ein Larvenbezirk mit lauter gleich großen Kernen, der sich scharf von Bezirken anderer Kerngröße abgrenzt, mit Sicherheit auf eine bestimmte Blastomere zurückgeführt werden kann; zweitens aber auch in der Richtung, daß sich aus der Proportion der Kerngrößen die quantitative Chromatinverteilung bei den entscheidenden Kernteilungen berechnen läßt.

Ein Beispiel möge dies anschaulich machen. Wenn aus einem dispermen Triasterei eine Larve hervorgeht, von der genau ein Drittel aus kleinkernigen Zellen besteht, während die übrigen zwei Drittel größere und, wie wir annehmen wollen, untereinander gleich große Kerne besitzen, so können wir mit voller Sicherheit behaupten, daß das kleinkernige Drittel von einer der 3 primären Blastomeren abstammt. Wir können aber überdies, wenn die 3 Blastomeren gleich groß waren, aus den Grenzen dieses einen Drittels auch die Grenze zwischen den beiden anderen mit ziemlich großer Genauigkeit bestimmen, womit also die Larve in 3 auf die primären Blastomeren zurückführbare Bezirke abgeteilt ist. Wie wichtig diese Möglichkeit für die Beurteilung der dispermen Keime ist, wird sich unten zeigen.

Nehmen wir nun an, die Durchmesser der Kerne unseres kleinkernigen Drittels verhalten sich zu den Kerndurchmessern der beiden anderen ungefähr wie 1,4:2, so verhalten sich die Kernoberflächen ungefähr wie 1:2. Nach dem Satz von der Proportion zwischen Chromosomenzahl und Kernoberfläche müssen demnach die kleinen Kerne unserer Larve ungefähr halb so viele Chromosomen enthalten als die großen. Dieser Satz gilt aber nicht nur für die uns in der Larve vorliegenden Kerne, sondern auch für alle ihre Vorfahren bis zurück zu den 3 primären Blastomeren. Eine von diesen muß ungefähr halb so viele Chromosomen enthalten haben als jede der beiden anderen. Da wir nun wissen (siehe oben), daß, bei 18 Chromosomen in jedem Vorkern, die Gesamtzahl aller Chromosomen 108 beträgt, so können wir die wirklichen Chromosomenzahlen ( $x$ ,  $y$  und  $z$ ) der 3 Blastomeren annähernd berechnen aus den Gleichungen



$$x : y : z = 1 : 2 : 2$$

$$x + y + z = 108.$$

Da  $y = 2x$  und  $z = 2x$ , erhalten wir

$$5x = 108$$

$$x = 21,6$$

$$y = 43,2$$

$$z = 43,2$$

Natürlich können wir nur ganze Zahlen brauchen und müssen also unsere Zahlen abrunden, wobei, wenn man die geringe Genauigkeit der hier möglichen Messungen bedenkt, ein ziemlich weiter Spielraum gegeben ist. Wir wollen die 3 Zahlen als 21, 43 und 44 (Summe 108) annehmen. Dies wäre also die ungefähre Verteilung der Chromosomen auf die 3 primären Blastomeren.

Aber auch damit brauchen wir noch nicht stehen zu bleiben. Wir können nämlich aus diesen Zahlen auch noch die zahlenmäßige Gruppierung der Chromosomen im Triaster des Eies ableiten, welche für unsere Zahlen 21, 43 und 44 nur die in Fig. X gezeichnete gewesen sein kann<sup>1)</sup>. Auch die Möglichkeit dieser Feststellung wird uns für die Beurteilung mancher dispermer Keime wichtige Fingerzeige liefern.

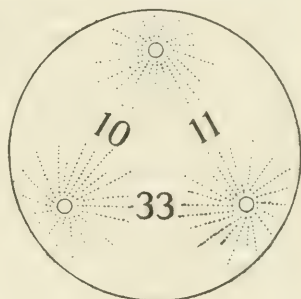


Fig. X.

Kehren wir nun noch zu denjenigen Fällen des Doppelspindeltypus zurück, wo das Ei sich nicht simultan vierteilt, sondern in 2 zweiwertige Zellen durchschnürt (vgl. p. 17), so ist zunächst klar, daß von den 2 Kernen jeder Blastomere der eine ein typisches Amphikaryon, der andere ein Monokaryon ist. Dieser Zustand bleibt in den Abkömmlingen so lange bestehen, als die Teilung immer wieder zweiwertige Zellen liefert. Ist dies bei einem Teilungsschritt nicht mehr der Fall, so sind zwei Hauptmöglichkeiten denkbar, die an dem oben (p. 18) besprochenen, in

1) Nach den oben für  $x$ ,  $y$  und  $z$  berechneten Zahlen 21,6 — 43,2 — 43,2 würde man es zunächst für richtiger halten, die Abrundung auf 22 — 43 — 43 vorzunehmen. Allein eine einfache Ueberlegung ergibt, daß aus einem Triaster diese 3 Chromosomenzahlen nicht resultieren können. Es ist eben zu beachten, daß jede Tochterzelle ihre Chromosomen aus zwei Aequatorialplatten bezieht, deren jede mit der nämlichen Zahl auch zu einer anderen Tochterzelle beisteuert.

Fig. V dargestellten Fall der Furchung eines dispermen Doppelspindel-Eies erläutert sein mögen. Hier haben wir zunächst die Erscheinung, daß sich die beiden primären Blastomeren infolge der divergierenden Stellung ihrer Spindeln je in eine zweiwertige und 2 einwertige Zellen teilen. Für die letzteren können wir mit Bestimmtheit angeben, daß die eine ein Amphikaryon, die andere ein Monokaryon enthält, und daß dieser Zustand auf alle ihre Descendenten übergeht. Die beiden zweiwertigen Zellen unseres Objektes verhalten sich nun beim nächsten Teilungsschritt verschieden. Die eine bringt wieder 2 getrennte Spindeln zur Ausbildung, teilt sich aber trotzdem in 4 einwertige Zellen, von denen sonach wieder 2 ein typisches Amphikaryon, 2 ein Monokaryon besitzen müssen. In der anderen doppelwertigen Zelle dagegen ist ein Tetraster entstanden und damit sind die weiteren Chromatinschicksale dieses Keimbereiches unkontrollierbar geworden. Der Chromatinbestand der 4 Tochterzellen und damit der 4 davon abstammenden Zellfolgen kann nach Quantität und Kombination ebenso variabel sein, wie der der 4 Bezirke eines Tetrasterkeimes. Ueber den ganzen in Rede stehenden Keim können wir sonach die Aussage machen, daß für (ungefähr) drei Viertel der Kernbestand bekannt, für ein Viertel unbekannt ist.

Wie oben schon die Furchung der Doppelspindel-Eier als sehr variabel zu bezeichnen war, ebenso verschieden gestalten sich von Fall zu Fall die Chromatinverhältnisse, was hier nicht weiter ausgeführt zu werden braucht.

Im Anschluß an die in diesem Abschnitt vorgenommene Analyse der Chromatinverteilung in dispermen Keimen komme ich endlich auf die p. 24 berührte Frage zurück, wie sich aus Chromosomenzählungen in sechszelligen Triasterkeimen bestimmen läßt, ob dieselben aus mono- oder dispermen Eiern hervorgegangen sind. Nehmen wir an, wie ich es in einem bestimmten Fall gefunden habe, die Chromosomenzahl der normalen Keime sei 34, die eines jeden Vorkerns sonach 17, so enthält das disperme Ei  $3 \times 17 = 51$  Chromosomen. Diese seien so zwischen die 3 Pole des Triasters eingeordnet, daß die eine Äquatorialplatte 23, die zweite 19, die dritte 9 Elemente enthalte. Dann entsteht durch die simultane Dreiteilung

$$\begin{array}{rcl}
 \text{eine Zelle mit} & 23 + 19 & = 42, \\
 \text{eine mit} & 19 + 9 & = 28 \\
 \text{und eine mit} & 9 + 23 & = 32 \text{ Chromosomen} \\
 \text{Summe} & \overline{102.} & 
 \end{array}$$

Aus diesen 3 Zellen entsteht beim nächsten Teilungsschritt ein Kranz von 6, von denen je zwei benachbarte 42, 28 und 32 Chromosomen besitzen. Dieser einfache Kranz von 6 Zellen zerfällt nun durch die äquatoriale Furchung in einen animalen und einen vegetativen Kranz von je 6 Zellen, und während der Vorbereitung zu dieser Teilung, in dem Moment, wo die beiden Tochterplatten völlig voneinander gelöst sind, ist der richtige Moment, die Eier zu töten.

Der Keim enthält nun, in annähernd einer Ebene, 6 obere und in einer tieferen Ebene 6 untere Tochterplatten. In beiden Ebenen müssen wieder zwei benachbarte Chromosomengruppen die Zahl 42, zwei weitere die Zahl 28, die letzten beiden die Zahl 32 darbieten. Man hat also, um jede dieser 3 Zahlen zu bestimmen, 4 Tochterplatten zur Verfügung, so daß, wenn eine oder die andere versagt, damit die Zählung noch immer nicht unmöglich gemacht ist. Ich habe einige am 11. März 1902 zum Zweck solcher Zählung bis zum Ende des Sechszellenstadiums gezüchtete Triasterkeime von *Strongylocentrotus* geschnitten und die Schnitte mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Nur zwei waren so genau senkrecht zu den Teilungsachsen getroffen, daß eine ganz exakte Zählung möglich war. Bei dem einen Keim fanden sich die in unserem Beispiel gebrauchten Zahlen 28, 32, 42, bei dem zweiten die Zahlen 38, 33, 33. In einigen normalen monospermen Kontrollobjekten der gleichen Zucht stellte ich beim Uebergang vom Zweizum Vierzellenstadium die Zahl 34 fest. Danach müssen also unsere beiden Dreier aus dispermen Eiern stammen.

## **E. Die Verschiedenwertigkeit der primären Blastomeren dispermer Eier.**

Die Tatsachen, die wir in den beiden vorigen Abschnitten behandelt haben, forderten zur Anstellung eines Grundversuches auf, dessen Ergebnis für die weitere Bearbeitung des Problems bestimmend sein mußte. Betrachten wir die Eier mit ebenem Tetraster — und das Gleiche gilt in entsprechender Weise für diejenigen mit Triaster — so hat sich ergeben, daß ein solches Ei durch den ersten Teilungsschritt in 4 Zellen zerlegt wird, die, nach den Merkmalen der Eistruktur und des Furchungstypus zu urteilen, in ihrem Protoplasma völlig gleichwertig sind. Im Gegensatz dazu haben wir für die chromatische Kernsubstanz festgestellt, daß diese im allgemeinen in jeder der 4 Zellen,



sowohl nach Zahl wie nach Kombination der Chromosomen, eine andere sein muß.

Werden disperme Keime dadurch pathologisch, daß sie in ihrem Protoplasma eine Störung erlitten haben, so ist nach dem Gesagten zu erwarten, daß die Abkömmlinge der 4 primären Blastomeren in ganz gleicher Weise krankhaft sind, liegt die Ursache für die pathologische Entwicklung dagegen in der abnormen Verteilung des Chromatins, so muß erwartet werden, daß die Potenzen der 4 Blastomeren im allgemeinen in sehr verschiedenem Maße von der normalen Entwicklungsfähigkeit abweichen.

Was über die Entwicklung dispermer Seeigelkeime bei Beginn meiner Versuche bekannt war, schien auf die erste Alternative hinzuweisen; denn die von DRIESCH und mir aus doppeltbefruchteten Eiern gezüchteten Stereoblastulae schienen in allen Teilen gleichmäßig krank zu sein. Allein es war denkbar, daß die Bindung krankhafter an gesunde Keimbereiche auch die letzteren krank mache und daß aus diesem Grund eine vielleicht vorhandene verschiedene Potenz nicht hervortrete. So betrachtete ich es schon vor längerer Zeit als eine Aufgabe, die 4 Blastomeren eines dispermen Simultanvierers voneinander zu lösen und sich einzeln entwickeln zu lassen. Allein es gab damals kein Verfahren, diese Isolation in genügender Weise zu erzielen. Denn selbst wenn es möglich wäre, so viele disperme Eier zusammenzubringen, daß das Zerschütteln mit einiger Aussicht auf Erfolg unternommen werden könnte, würde doch gerade das für unsere Frage Wichtigste fehlen, daß man nämlich die 4 zusammengehörigen Blastomeren, als solche erkennbar, nebeneinander hat. Das Zerschneiden der einzelnen dispermen Vierer aber stößt auf solche Schwierigkeiten, daß es gleichfalls kaum in Betracht kommen könnte.

Diese Schwierigkeiten wurden überwunden durch die Entdeckung von HERBST (65), daß kalkfreies Seewasser die Verkittung der Seeigelblastomeren ohne Schädigung ihrer Entwicklungsfähigkeit löst. Wie weit diese Isolationsmethode der durch Zerschütteln überlegen ist, zeigt sich am deutlichsten, wenn man die Ergebnisse über die isolierten Blastomeren normaler Keime, die DRIESCH (41) durch kalkfreies Seewasser erzielt hat, mit denen vergleicht, die er früher durch Schütteln erreicht hatte. Und dabei tritt in diesen Versuchen von DRIESCH ein Hauptvorteil der Methode — für meine Zwecke der entscheidende — noch gar nicht hervor, nämlich der, daß man bei der Zuverlässigkeit des Verfahrens jedes

ausgewählte Einzelobjekt mit Sicherheit in seine cellulären Bestandteile zu zerlegen vermag. Die ersten Versuche, die ich anstellte, bestanden sonach in Zerlegungen von ebenen „Vierern“ und „Dreiern“ nach der HERBSTschen Methode.

## I. Die Zerlegungsversuche.

### a) Methodik.

Das kalkfreie Seewasser wurde genau nach den Angaben von HERBST hergestellt, wobei ich mich dessen persönlicher Unterweisung erfreuen durfte. Bei den ersten Versuchen (1901/2) wurde nach der damaligen Vorschrift von HERBST dem Wasser etwas Lithiumphosphat zugesetzt, bei den neueren (1905) trat an dessen Stelle doppeltkohlensaures Natron. Das in gut verschlossenen Flaschen aufbewahrte Wasser hielt sich wochenlang gleich gut.

Die Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt. Stark besamte Eier wurden durch Schütteln von der Dotterhaut befreit und in kalkfreies Wasser übertragen, das zur Beseitigung aller störenden Spuren von Kalk dreimal erneuert wurde. Beim Auftreten der ersten Furche wurden die ebenen Vierer (bezw. Dreier) isoliert, jedes in ein besonderes Schälchen mit kalkfreiem Wasser. Manchmal trat hier der Zerfall in die primären Blastomeren von selbst ein, öfters mußten die Zellen durch Erschütterung mittelst der Pipette auseinandergetrieben werden. Sobald alle vier voneinander gelöst waren, wurden sie in ein Schälchen mit normalem Seewasser übertragen.

In den ersten Versuchen wurden zur Kontrolle auch einige Eier der gleichen Eltern auf dem Vierzellenstadium in ihre 4  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren zerlegt, auch hier jeweils die 4 zusammengehörigen für sich in einem Schälchen weitergezüchtet.

Eine sehr unangenehme Eigenschaft der isolierten Blastomeren — übrigens individuell höchst verschieden — ist ihre starke Neigung, am Boden des Gefäßes anzukleben. Diese Adhäsion, welche zu einer Abplattung führt, beeinflußt fast stets die Furchung, oft so, daß anstatt einer Hohlkugel zunächst eine flache Zellenplatte entsteht. Schon DRIESCH hat dies erfahren, jedoch festgestellt, daß diese Gebilde, wenn sie aus normalen Blastomeren entstanden sind, sich trotzdem zu normalen Larven entwickeln können. Daß sie dies unter Umständen tun, kann ich bestätigen; doch scheint es mir zweifellos, daß in manchen Fällen die Entwicklung doch durch das Ankleben leidet. Und schon der Verdacht, daß dies

der Fall sein könnte, ist für meine Versuche, wo ja gerade der verschiedene Grad der pathologischen Entwicklung den entscheidenden Punkt darstellt, bedenklich. Es war deshalb unerlässlich, diese Fehlerquelle zu beseitigen. Es gelingt dies dadurch, daß man die isolierten Blastomeren von dem Moment an, wo sie in das normale Wasser zurückversetzt sind, durch Bewegung des Wassers auf einige Stunden nicht zur Ruhe kommen läßt. In sehr einfacher Weise läßt sich dies dadurch erreichen, daß man die Objekte in verkorkte Röhrchen bringt, die auf ein Rad befestigt werden und mit diesem langsam rotieren. Ich habe einige Versuche mit normalen  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren auf diese Weise durchgeführt, und das Verfahren bewährte sich, was die ungestörte Entwicklung anlangt, vorzüglich. Nur hat es den großen Mangel, daß von den winzigen Objekten sehr oft nicht mehr alle zu finden sind.

Ich mußte deshalb ein Verfahren anwenden, bei dem die isolierten Blastomeren in Schälchen bewegt werden, die man direkt unter Lupe und Mikroskop ganz durchsuchen kann, und zu diesem Zweck konstruierte ich, unterstützt durch das gütige Entgegenkommen der Verwaltung der zoologischen Station, unter freundlicher Hilfe des damaligen Ingenieurs der Station, Herrn STORRER, einen Schüttelapparat, der vermittelt eines kleinen elektrischen Motors getrieben wurde. Der Apparat besteht aus einer horizontalen, mit möglichst geringer Reibung auf zwei Schienen ruhenden Platte, deren obere Seite durch Leisten in quadratische Fächer abgeteilt ist, in deren jedes eines der viereckigen sogenannten Salznäpfchen, wie sie zu derartigen Zuchten gebräuchlich sind, hineinpaßt, und zwar so, daß die Leisten zugleich die zum Zudecken des Gefäßes dienende Glasplatte am Verschieben verhindern. Der ganze so besetzte „Tisch“ wird durch die Art des Antriebs in kurzen Exkursionen genau horizontal hin und her geführt, wobei man die Schnelligkeit so reguliert, daß das Wasser in den Schälchen beständig langsam hin und her geht, ohne die Deckplatte zu benetzen. Setzt diese Bewegung ein, ehe die isolierten Blastomeren den Boden des Gefäßes erreicht haben, so verhindert sie dieselben, wie ich mich oft überzeugt habe, sich festzuheften. Nach 5 bis 6 Stunden ist die Gefahr des Anklebens vorüber, und man kann die Schälchen nunmehr ruhig stehen lassen.

Nicht unerwähnt sei schließlich, daß nach meinen Erfahrungen die Entwicklungsaussichten günstiger sind, wenn sich die Blastomeren im kalkfreien Wasser nicht ganz leicht voneinander lösen.



**b) Die Entwicklung der vier normalen  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren.**

DRIESCH (41) hat gezeigt, daß aus isolierten  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren monospermer Eier normale Zwergplutei hervorgehen. Da er jedoch seine Versuche nur in Massenkulturen ausgeführt hat, konnte ein Zweifel darüber bestehen, ob alle 4 Blastomeren in gleicher Weise hierzu befähigt sind. Es war also, um für die Beurteilung der Befunde bei den zerlegten dispermen Keimen eine sichere Basis zu haben, meine erste Aufgabe, die 4  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren eines normalen Keimes nebeneinander aufzuziehen. Dabei ergab sich, daß die Fähigkeit, einen Pluteus zu bilden, in der Tat allen viere in gleicher Weise zukommt, daß, wie DRIESCH es ausgedrückt hat, der Echinidenkeim „um die Achse“ äquipotentiell ist. Es ist jedoch, so einfach der Versuch an sich ist, nicht so ganz leicht, sich von der Richtigkeit dieses Satzes zu überzeugen, und ich erhielt anfangs einzelne Resultate, welche eher auf eine Verschiedenwertigkeit hindeuteten. So sind in Fig. 2 (Taf. I) von den 4 zusammengehörigen  $\frac{1}{4}$ -Larven eines Strongylocentrotus-Eies die Skelette gezeichnet, welche dem Kenner der Echinidenentwicklung auch eine ungefähre Vorstellung von der Entwicklung des Weichkörpers zu geben vermögen. Zwei der 4 Larven waren typische junge Plutei, eine war zwischen dem Gastrula- und Pluteusstadium stehen geblieben, die vierte war über den Zustand einer fertigen Gastrula mit kleinen Dreistrahlern nicht hinausgekommen. Erst nachdem ich mich völlig in das Verfahren eingearbeitet hatte, erhielt ich in der Mehrzahl der Fälle aus jeder der 4 Blastomeren einen Pluteus. Nur ganz selten allerdings waren diese 4 Zwerglarven gleichmäßig normal und von tadelloser Beschaffenheit, in der Regel zeigten sie sich in Form und Skelett mehr oder weniger verkrüppelt, wie es in Fig. 1 von 4 zusammengehörigen zu sehen ist. Die Unregelmäßigkeiten und Defekte, die hier auftreten, erinnern an diejenigen, die an sehr kleinen Fragmentlarven zu beobachten sind. Wir stehen eben mit der Protoplasamenge von einem Viertel des Eies ziemlich genau an der Grenze, bis zu der noch normale Entwicklung möglich ist. Schon relative leichte Schädigung, wie sie durch das mehrmalige Uebertragen der Keime mit der Pipette oder durch das Auseinandertreiben der Blastomeren verursacht werden kann, muß sich hier in sehr erheblichem Grad bemerkbar machen. Daß diese Prozeduren unsere Objekte beeinträchtigen, ist ja bekannt. Man braucht auch z. B. nur einmal eine Massenkultur von Bruchstücklarven mit isoliert gezüchteten Fragmenten

desselben Versuches zu vergleichen, um sich von der schädigenden Wirkung des Isolierens in der klarsten Weise zu überzeugen. Während dort tadellose Plutei die Mehrzahl bilden, endigen die isolierten Fragmente gewöhnlich als Jungplutei, oder sie bleiben auf noch früheren Stadien stehen. So werden wir nicht fehlgehen, wenn wir auch die verschieden weite Entwicklung der 4 in Fig. 2 in ihren Skeletten dargestellten Objekte auf verschieden starke Schädigung bei der Isolation zurückführen.

**c) Die Entwicklung der primären Blastomeren von dispermen Eiern des ebenen Tetraster- und des Triaster-Typus.**

Ich bespreche hier die Zerlegungsversuche an Simultanvierern und Simultandreieren gemeinschaftlich, da das, was uns zunächst interessiert, die verschiedene Potenz der Blastomeren, beiden Typen in gleicher Weise zukommt. Auf die sehr auffallende Tatsache, daß die Produkte der Dreierblastomeren im Durchschnitt viel normaler sind, als die der Viererblastomeren, komme ich später zurück.

Wenn ich von einigen hier nicht berücksichtigten Vorversuchen absehe, habe ich im ganzen 146 disperme Eier, und zwar 61 ebene Vierer und 85 Dreier in ihre primären Blastomeren zerlegt. Ich gebe aus beiden Versuchsreihen eine Anzahl Daten, von denen die ersten etwas ausführlicher gehalten sind.

**α) Vierer.**

1) 13. Dez. 1901. Strongylocentrotus. Ebener Simultanvierer. Die 4 Blastomeren voneinander gelöst und während der ersten 5 Stunden geschüttelt. Der Versuch ergab am 14. Dez.:

- 1 schöne hoch schwebende Blastula mit primärem Mesenchym,
- 1 Stereoblastula, d. h. mit pathologischen Elementen gefüllte Blastula,
- 1 kompakte bewegliche Zellenkugel,
- 1 Haufen isolierter Zellen.

Am 15. Dez. war, abgesehen von einigen Resten, nur noch das erste Objekt übrig, das sich in eine junge, anscheinend normale Gastrula verwandelt hatte. Da das Wasser schlecht zu werden schien, wurde das Objekt in frisches Wasser übertragen.

Am 16. Dez. war die Larve bedeutend gebläht, der Darm hatte die charakteristische Krümmung nach der Mundseite erfahren, wie dies in Fig. 3a (Taf. I) nach der lebhaft rotierenden Larve skizziert worden ist.

Am 17. Dez. war die Entwicklung nicht weiter gediehen, die Larve sah kränklich aus, der Scheitel war ballonartig aufgetrieben, (Fig. 3 b), und es war kein Zweifel, daß höchstens ein ganz rudimentäres Skelett vorhanden sein konnte. Wie hinfällig das Objekt bereits war, ergab sich bei Formolzusatz, wo es völlig zusammenfiel, so daß eine genauere Zeichnung nicht gemacht werden konnte. Ein Skelett war nicht vorhanden; auf Zusatz von Kalilauge zeigte sich jedoch eine große Zahl von winzig kleinen Kalkkörperchen (Fig. 3 c), deren Lokalisation in der Larve nicht feststellbar war.

2) 13. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

Am 14. Dez. fanden sich:

- 1 beginnende normal aussehende Gastrula,
- 1 dünnwandige Blastula mit Mesenchym,
- 1 dickwandige Blastula mit Mesenchym,
- 1 Stereoblastula.

Am 15. Dez. hatten sich die 4 Objekte so umgewandelt, wie es in Fig. 4 a—d abgebildet ist. Es fanden sich:

- 1 fertige Gastrula von ziemlich normaler Form, aber mit pathologischen Elementen im Innern (Fig. 4 a),
- 1 dünnwandige, in Auflösung begriffene Stereoblastula mit einem Skelett-Dreistrahler (Fig. 4 b),
- 1 dickwandige Stereoblastula, gleichfalls dem Absterben nahe (Fig. 4 c),
- 1 Haufen isolierter Zellen (Fig. 4 d).

3) 13. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

Am 14. Dez. fanden sich:

- 1 beginnende Gastrula, bereits trüb,
- 1 lebhafte Blastula mit Mesenchym,
- 1 träge sehr dickwandige Blastula,
- 1 beweglicher Zellenballen.

Am 15. Dez. waren nur noch eine im Absterben begriffene Stereoblastula und 2 Haufen isolierter Zellen vorhanden.

4) 13. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

Am 14. Dez. wurden gefunden:

- 1 schöne Blastula mit Mesenchym (die am 16. Dez. als Stereoblastula endigt),
- 1 Stereoblastula,
- 1 Stereoblastula,
- 1 sich in Zellen auflösender Klumpen, in welchem typische ruhende Kerne und eine Mitose nachweisbar sind.



5) 17. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ebener Simultanvierer, in seine 4 Blastomeren zerlegt. Während der ersten 6 Stunden auf dem Schüttelapparat gehalten.

Der Versuch ergab:

- 1 bis zum 21. Dez. muntere Gastrula mit Annäherung an die Pluteusform, aber völlig skelettlos,
- 1 kompakte Kugel,
- 2 Haufen isolierter Zellen.

6) 17. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 1 schöne Gastrula,
- 1 Stereoblastula mit Invaginationsbeginn,
- 1 Stereoblastula,
- 1 kompakte bewegliche Zellenkugel.

7) 17. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 3 Gastrulae von verschiedenem Habitus,  
(ein viertes Stück war nicht zu finden und hatte sich wahrscheinlich in zerstreute Zellen aufgelöst).

8) 17. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 3 Stereoblastulae, eine mit beginnender Invagination,
- 1 kompakter Klumpen.

9) 17. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 2 junge Gastrulae,
- 1 Stereoblastula,
- 1 Haufen isolierter Zellen.

10) 17. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 1 schöne Gastrula,
- 1 Stereoblastula,
- 1 beweglicher Klumpen in Zerfall,  
(vom vierten Stück nichts nachweisbar).

11) 17. Dez. 1901. *Strongylocentrotus*. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 1 schöne junge Gastrula,
- 1 sehr dickwandige Stereoblastula,
- 1 kompakter Klumpen,
- 1 Haufen isolierter Zellen.

12) 4. Jan. 1902. *Strongylocentrotus*. Ebener Simultanvierer, in seine 4 Blastomeren zerlegt.

- 3 Stereoblastulae,  
das vierte Stück hatte sich nicht gefurcht.

Die am 7. Jan. noch lebenden 3 Stereoblastulae wurden auf ihre Kernverhältnisse geprüft, wovon unten die Rede sein wird.

13) 4. Jan. 1902. Strongylocentrotus. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

1 schöne Gastrula; dieses Stück (getötet 7. Jan.) ist in Fig. 5 a im optischen Aequatorialschnitt, in Fig. 5 b im optischen Längsschnitt wiedergegeben; es zeigt einen Dreistrahler und deutliche Mundanlage,

1 Stereoblastula mit beginnender Invagination, getötet am 6. Jan. (Fig. 5 c),

1 Haufen Zellen,  
(das vierte Stück nicht nachweisbar, doch werden wohl einzelne überall im Gefäß zerstreute Zellen von ihm stammen).

14) 4. Jan. 1902. Strongylocentrotus. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

3 fast identische Stereoblastulae,

1 Haufen isolierter Zellen.

15) 4. Jan. 1902. Strongylocentrotus. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

1 abnorme, aber sehr lebhafte, 4 Tage lebende Gastrula, im Habitus zum Pluteus neigend, aber ohne Skelett,

1 Stereoblastula,

1 äußerst dickwandige Blastula,

1 Haufen isolierter Zellen.

16) 4. Jan. 1902. Strongylocentrotus. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

1 Blastula mit einseitiger Wandverdickung und Urdarmrudiment,

1 abnorme Blastula mit Mesenchym,

1 dickwandige Stereoblastula,

1 in Auflösung begriffener kugelliger Zellenballen (darin 6 Mitosen).

17) 24. Jan. 1902. Echinus. Ebener Simultanvierer, in seine Blastomeren zerlegt.

1 abnorme langlebige Gastrula, getötet am 27. Jan. (Fig. 7),

3 Stereoblastulae.

18) 24. Jan. 1902. Echinus. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

1 normale Gastrula (Fig. 6 a),

1 kranke Gastrula in Auflösung (Fig. 6 b),

1 Blastula mit Mesenchym, im Begriff, krank zu werden (Fig. 6 c),

1 Stereoblastula (Fig. 6 d).

Die 4 Objekte sind zu gleicher Zeit am 25. Jan. gezeichnet.

19) 24. Jan. 1902. Echinus. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 1 langlebige Gastrula mit zweigliedrigem Darm, getötet am 30. Jan. (Fig. 8),
- 1 Gastrula mit pathologischen Elementen,
- 1 große helle Blastula mit Mesenchym,
- 1 Stereoblastula.

20) 24. Jan. 1902. Echinus. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 1 beginnende Stereoblastula,
- 1 fast gleiche,
- 1 Stereoblastula,
- 1 Haufen isolierter Zellen.

21) 24. Jan. 1902. Echinus. Ein gleiches Objekt von den gleichen Eltern.

- 1 beginnende Gastrula,
- 1 Stereoblastula,
- 2 Haufen isolierter Zellen.

22) 27. Dez. 1901. Strongylocentrotus. Ebener Simultanvierer, in seine 4 Blastomeren zerlegt. Das Schälchen, in dem sich dieselben entwickelten, wurde erst am 30. Dez. untersucht. Es fand sich nur noch ein Stück vor, dieses aber ist die bestentwickelte Larve, die ich aus einer isolierten Blastomere eines dispermen vierteiligen Eies erhalten habe (Fig. 9a). Die Form ist annähernd die des normalen „Prisma“, der Darm zeigt den Beginn der Gliederung in 3 Abschnitte, und es ist ein aus zwei fast symmetrischen Hälften bestehendes, wenn auch rudimentäres Skelett vorhanden (Fig. 9b).

### β) Dreier.

Die sub 23—45 aufgeführten Fälle stammen alle aus dem gleichen Versuch (vom 19. Febr. 1902), bei welchem 58 simultan dreigeteilte Eier von Strongylocentrotus in ihre Blastomeren zerlegt wurden. Von diesen wurden 16 einige Stunden auf dem Schüttelapparat gehalten, die anderen nicht. Ein Unterschied, derart, daß etwa die geschüttelten Blastomeren sich besser oder die 3 je zusammengehörigen sich gleichmäßiger entwickelt hätten, war nicht zu bemerken.

Der Versuch ist leider dadurch etwas beeinträchtigt worden, daß sich nach etwa 48 Stunden aus einer mir unbekannten Ursache in sämtlichen Zuchten, auch in denen mit normalen Objekten, die Keime trübten und ihre Entwicklung sistierten. Was der Ver-



suchen lehren soll, die verschiedene Potenz der Blastomeren des gleichen Eies, hat jedoch unter diesem Umstand nicht gelitten. Alle Daten, mit Ausnahme derer von Fall 23 und 35, sind etwa 36 Stunden nach erfolgter Befruchtung gewonnen.

23)

- 2 Gastrulae von verschiedenem Habitus,
- 1 Haufen Zellen.

Am 21. Febr. hatte sich die eine Gastrula zu einem jungen Pluteus entwickelt, der in Fig. 10a und b abgebildet ist. Die zweite Gastrula war gleichfalls noch lebenskräftig, kam aber trotz starker Aufblähung nicht über das Gastrulastadium mit 2 Dreistrahlern hinaus.

24)

- 2 Gastrulae von sehr verschiedenem Habitus,
- 1 Stereoblastula.

25)

- 3 verschieden aussehende Gastrulae.

26)

- 3 Gastrulae.

27)

- 1 Gastrula,
- 1 helle Blastula,
- 1 Stereoblastula.

28)

- 2 verschieden aussehende beginnende Gastrulae,
- 1 Stereoblastula.

29)

- 1 gute Gastrula,
- 1 pathologische Gastrula,
- 1 Stereoblastula.

30)

- 2 gute Gastrulae,
- 1 Stereoblastula.

31)

- 2 helle Blastulae,
- 1 Stereoblastula.

32)

- 3 Gastrulae, davon eine pathologisch.

33)

- 1 lebhafte Stereoblastula,
- 1 Stereoblastula im Absterben,
- 1 Haufen isolierter Zellen.

- 34)  
2 Blastulae,  
1 Haufen isolierter Zellen.
- 35)  
3 Blastulae mit Mesenchym.  
Am 21. Febr. fand sich:  
1 skelettloser Jungpluteus,  
1 Stereoblastula,  
1 Haufen isolierter Zellen.
- 36)  
1 schöne Blastula mit Mesenchym,  
1 Stereoblastula,  
1 kompakter beweglicher Klumpen.
- 37)  
2 Gastrulae,  
1 Blastula.
- 38)  
1 normale Gastrula,  
1 pathologische Gastrula,  
1 Zellenklumpen.
- 39)  
1 lebhafte Stereoblastula,  
2 kompakte Klumpen.
- 40)  
1 verzogene Gastrula,  
2 Stereoblastulae.
- 41)  
1 tadellose Gastrula,  
1 stark pathologische Gastrula,  
1 Haufen Zellen.
- 42)  
1 schöne Blastula mit Mesenchym,  
1 Klumpen,  
1 Haufen Zellen.
- 43)  
3 normale Gastrulae.
- 44)  
3 Gastrulae von verschiedenem Habitus.
- 45)  
3 Gastrulae, etwas verschieden im Habitus.
- 46)  
1 Gastrula,  
1 Blastula,  
1 kompakter Klumpen.
-

Die folgenden sub 47—57 aufgeführten Objekte stammen aus einem Versuch vom 25. März 1905, bei welchem 20 simultan dreigeteilte Eier von Echinus in ihre Blastomeren zerlegt wurden. Das zu diesem Versuch verwendete kalkfreie Wasser enthielt nicht Lithiumphosphat, sondern doppeltkohlensaures Natron. Das Material war insofern ungewöhnlich günstig, als die Blastomeren gar keine Neigung zum Kleben zeigten. So konnte hier auf das Schütteln verzichtet werden, und es war möglich, die Furchung unter dem Mikroskop zu verfolgen. Unter den 20 Drillingen waren 11, bei denen alle 3 Blastomeren die typische  $\frac{1}{3}$ -Furchung zeigten, wie es in Fig. XI für 3 zusammengehörige gezeichnet worden ist.

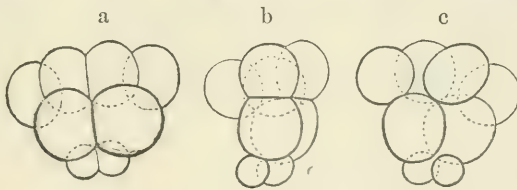


Fig. XI.

Nur diese 11 Zuchten sind im folgenden verzeichnet. Am Abend waren in jedem der 11 Schälchen 3 tadellose kugelige Blastulae vorhanden, die alsbald anfangen zu rotieren. Drei zusammengehörige

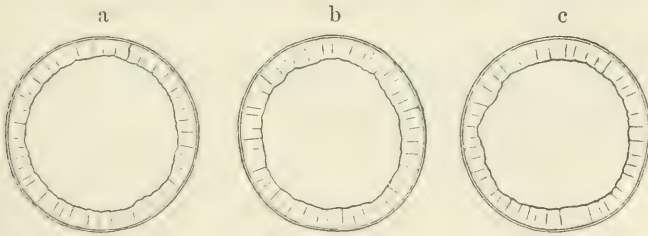


Fig. XII.

sind in Fig. XII gezeichnet. Mit dieser Identität der ersten Entwicklung kontrastiert aufs schärfste der weitere Verlauf.

47) 26. März.

- 2 beginnende Gastrulae von verschiedenem Aussehen,
- 1 lebhaft beweglicher Klumpen.

27. März.

- 1 normale fertige Gastrula,
- 1 Gastrula mit ganz rudimentärem Urdarm,
- 1 zerfallender Klumpen.



- 48) 27. März.  
 2 Gastrulae von verschiedenem Habitus,  
 1 Stereoblastula.
- 49) 27. März.  
 1 Jungpluteus (lebt unverändert bis zum 29. März),  
 1 Gastrula mit rudimentärem Urdarm,  
 1 Stereoblastula.
- 50) 27. März.  
 2 beginnende Gastrulae,  
 1 Haufen isolierter Zellen.
- 51) 27. März.  
 2 Stereoblastulae,  
 1 Klumpen.
- 52) 27. März.  
 1 Stereoblastula,  
 2 Zellenhaufen.
- 53) 27. März.  
 1 schöne geblähte Gastrula,  
 1 Stereogastrula,  
 1 Stereoblastula.
- 54) 26. März.  
 1 beginnende Gastrula mit primärem Mesenchym,  
 1 Stereoblastula,  
 1 Klumpen.  
 (Die 3 Stücke wurden am 26. März konserviert.)
- 55) 27. März.  
 1 schöne Gastrula mit dreigliedrigem Darm und abnormem Skelett (Fig. XIII a),  
 1 Stereogastrula (Fig. XIII b),  
 1 Stereoblastula nahe am Zerfall (Fig. XIII c).

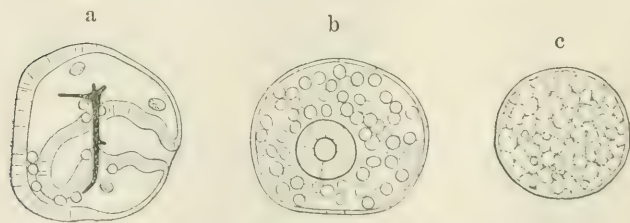


Fig. XIII.

- 56) 27. März.  
 1 schöne Gastrula mit Skelettanlage,  
 1 Stereogastrula,  
 1 Stereoblastula.

57) 27. März.

- 1 schöne Gastrula mit primärem Mesenchym (Fig. XIV a),
- 1 glashelle Blastula ohne Mesenchym (Fig. XIV b),
- 1 Zellenhaufen (Fig. XIV c).

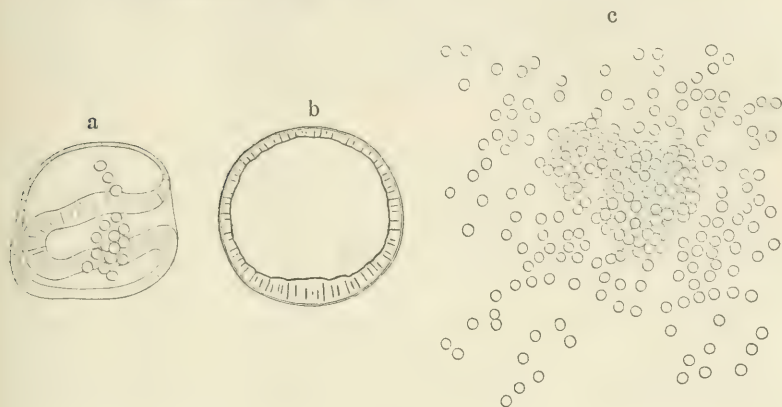


Fig. XIV.

Die mitgeteilten Befunde werden genügen, um die Verschiedenheit der Potenzen, welche die einzelnen Blastomeren eines dispermen Keimes darbieten können, in überzeugender Weise zu demonstrieren. Gewiß wird manche Verschiedenheit daher rühren, daß die Blastomeren bei der Isolation verschieden stark geschädigt worden sind; und darum würde es keine Bedeutung haben, die Eigenschaften der gezüchteten Objekte bis ins einzelne zu diskutieren. Allein daran, daß etwa die ganze Verschiedenheit, die wir in den Schicksalen der Schwesterblastomeren dispermer Eier gefunden haben, und die sich zwischen einem Jungpluteus und einem Zellenhaufen bewegen kann, auf Rechnung verschieden starker Schädigung zu setzen sei, ist nach den Resultaten an den normalen  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren nicht zu denken. Bei der Beurteilung dieser Frage ist besonders zu beachten, daß die 4 oder 3 zusammengehörigen Blastomeren sich während ihrer ganzen Entwicklung unter genau gleichen äußeren Bedingungen befunden haben, so daß also nur bei ihrer Lösung voneinander und beim Uebertragen vom kalkfreien Wasser in das normale ein Unterschied bestanden haben kann. Aber auch hier kann es sich nach dem, was oben von der Entwicklung der 4 normalen  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren mitgeteilt worden ist, nicht um große Differenzen handeln. Dies dürfte auch durch die letzten 11 Versuche, bei denen die Anfangsstadien genau kontrolliert worden waren, bestätigt werden. Wie es Fig. XI und XII

von einem dieser Dreier lehren, haben sich hier die 3 Schwesterblastomeren bis zur jungen Blastula völlig identisch entwickelt, und nun erst, obgleich die äußeren Umstände auch weiterhin für alle drei die gleichen sind, wird (Fig. XIII) aus der einen ein beginnender Pluteus, aus der anderen eine krankhafte Gastrula, aus der dritten nur ein Zellenklumpen. Woher soll diese Verschiedenheit kommen, wenn nicht aus einer Verschiedenheit der inneren Qualitäten?

Im übrigen ist zu bedenken und wird später noch klarer werden, daß ja die Unfähigkeit zu normaler Entwicklung, die wir in den meisten Blastomeren, speziell bei den Vierern angetroffen haben, nach dem Verhalten der ganzen dispermen Keime das zu Erwartende ist. Hat doch DRIESCH aus 83 dispermen Vierern ausnahmslos Stereoblastulae erhalten! Das Auffallende unserer Versuchsergebnisse, besonders bei den Vierern, sind also nicht die Stereoblastulae und Zellenhaufen, sondern im Gegenteil die neben ihnen vorkommenden Gastrulae und rudimentären Plutei, und wenn also diese durch die Prozeduren des Isolierens gelitten haben sollten, so wäre der Kontrast in den Potenzen der dispermen Schwesterblastomeren sogar noch größer, als er in unseren Objekten zum Ausdruck kommt.

Wir haben jedoch, wie der nächste Abschnitt lehren wird, nicht nötig, uns mit diesen Erwägungen zu begnügen.

## II. Die Verschiedenwertigkeit einzelner Bereiche in dispermen Ganzkeimen.

Ist der Schluß, den wir soeben aus den Ergebnissen der Zerlegungsversuche abgeleitet haben, richtig, so ist es klar, daß in einem nicht zerlegten dispermen Keim ganz die gleiche verschiedene Potenz einzelner Blastomeren vorhanden und bis zu einem gewissen Grad auch nachweisbar sein muß. Aber noch etwas anderes ist auf Grund der Zerlegungsversuche zu erwarten. Nicht nur bei den Dreiern, sondern auch bei den Vierern haben wir einzelne Blastomeren gefunden, die sich bis zur Gastrula, ja sogar noch weiter entwickelten. In manchen Fällen zeigten sogar mehrere Blastomeren eines Keimes dieses Vermögen. So haben wir unter den zerlegten Dreiern in No. 25, 26, 43, 44 und 45 aus allen 3 Blastomeren Gastrulae entstehen sehen, unter den Vierern waren mehrere Fälle verzeichnet, wo 2 Blastomeren gastruliert hatten, in No. 7 sogar 3. Sollte der ganze Keim nicht ver-



mögen, was seine einzelnen Blastomeren leisten? Wie kommt es, daß DRIESCH aus 83 dispermen Vierern nur Stereoblastulae gezüchtet hat?

In der Tat stehen wir hier vor einem Punkt, wo die Ergebnisse von DRIESCH einer höchst wichtigen Ergänzung bedürfen. Es zeigt sich, was DRIESCH freilich nicht wissen konnte, daß er sich mit einer zu geringen Zahl von Objekten begnügt hatte. Aus dispermen Eiern gehen nicht nur Stereoblastulae hervor, wenn diese auch, wenigstens bei den Vierern, weit überwiegen, sondern man erhält auch alle erdenklichen Uebergänge von diesen hochgradig pathologischen Produkten an bis zu Larven, die sich kaum von einem normalen Pluteus unterscheiden. Schon MORGAN hat aus 10 isolierten Dreiern, von denen wir jetzt wissen, daß sie aus dispermen Eiern stammen, 3 fertige Gastrulae gezogen, und ich selbst habe aus 720 solchen Objekten 80 Plutei, wenn auch zum Teil von abnormer Beschaffenheit, erhalten. Aber auch aus vierteiligen Eiern gehen, wenn auch in viel geringerem Prozentsatz, Gastrulae und Plutei (vergl. Taf. VIII) hervor.

Wir nehmen von dieser Tatsache, die uns später eingehend beschäftigen wird, hier nur vorläufig Notiz, um uns nun der Frage nach der Verschiedenwertigkeit einzelner Bereiche im gleichen Keim zuzuwenden.

Zwei Haupterscheinungen sind es, die uns die pathologischen Blastomeren dispermer Keime dargeboten haben:

1) die frühzeitige völlige Auflösung der Blastula in ihre cellulären Elemente,

2) das successive Hineintreten der Blastulazellen in die Furchungshöhle, das zur Entstehung der sogenannten Stereoblastula führt, bis schließlich auch die letzten noch an der Oberfläche verbliebenen Zellen ihren epithelialen Zusammenhang aufgegeben haben und ein Zellenklumpen entstanden ist, der nun allmählich zerfällt.

Wir haben dieses pathologische Verhalten unter Umständen an einer oder zweien der voneinander gelösten Blastomeren konstatiert, während die anderen sich normal entwickelten. Liegt dieser Unterschied in der Natur der Objekte und nicht in verschiedener Schädigung beim Isolieren, so müssen sich die gleichen Erscheinungen an vielen ganzen dispermen Keimen als Partialphänomene darbieten.

Dies ist nun auch sehr gewöhnlich der Fall.

Fig. XV stellt eine Blastula, vielleicht beginnende Gastrula aus einem ebenen Simultanvierer von *Echinus* (4. März 1905) dar, wo sich ungefähr  $\frac{1}{4}$  der Wand gerade in seine Zellen auflöst.

Das Gleiche ist in Fig. XVI an einer Dreierblastula von *Strongylocentrotus* (19. Dez. 1901) zu sehen. Derartige, nach Abstoßung der kugeligen Zellen offene Blasen schließen sich dann wieder und können unter Umständen gastrulieren.

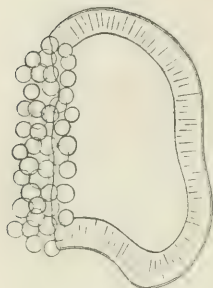


Fig. XV.



Fig. XVI.

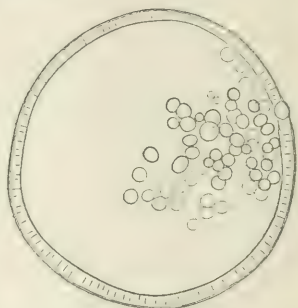


Fig. XVII.

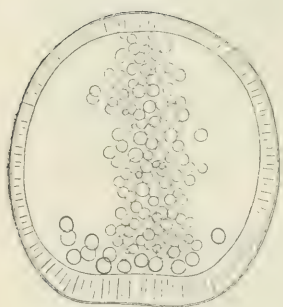


Fig. XVIII.



Fig. XIX.

Viel häufiger ist die Entstehung partieller Stereoblastulae. In Fig. XVII ist eine solche aus einem ebenen Vierer von *Echinus* (4. März 1905) in der Ansicht vom animalen Pol abgebildet. Man sieht, daß ungefähr im Bereich eines Quadranten pathologische Elemente unter der Wand liegen.

Ein ganz ähnliches Objekt von den gleichen Eltern gibt Fig. XVIII in einer Ansicht senkrecht zur Achse wieder. Es ist beachtenswert, daß es in allen diesen Fällen ein zwischen animale und vegetativem Pol sich erstreckender Bereich ist, der den

pathologischen Charakter darbietet, wie es bei einem ebenen Vierer, wenn der erkrankte Bereich einer primären Blastomere entsprechen soll, der Fall sein muß.

Ein etwas vorgeschrittenes Stadium der gleichen Art, wieder von den gleichen Eltern, zeigt Fig. XIX a und b. Auch hier findet sich ungefähr ein Quadrant der Wand auf der Innenseite von pathologischen Massen besetzt, die nun aber hier schon viel reichlicher und stärker verändert sind. Dem entspricht eine sehr starke Verdünnung des befallenen Wandbereichs, ganz ähnlich, wie man auch an den Stereoblastulae aus isolierten Blastomeren die ganze Wand schließlich aus stark abgeplatteten Zellen zusammengesetzt findet (Fig. XIII c).

Unser Objekt zeigt aber außerdem noch etwas Weiteres, nämlich einen partiellen Ansatz zur Gastrulation. Bei der einen Ansicht (Fig. XIX a) scheint der Beginn eines ganz typischen, wenn auch schwächeren Urdarms vorzuliegen. Dreht man die Larve aber um ihre Achse um 90 Grad, so ergibt sich (Fig. XIX b), daß nur die gesunden Larventeile in regulärer Weise eingestülpt sind, wogegen der pathologische Bereich offenbar nur insoweit eingezogen ist, als er passiv den Prozeß mitmachen muß.



Fig. XX.

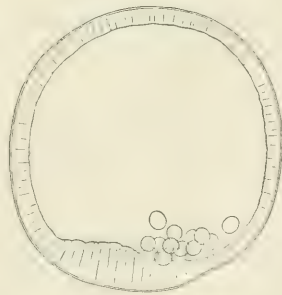


Fig. XXI.

Fig. XX endlich, abermals von den gleichen Eltern, zeigt uns eine Viererblastula, bei der die Hälfte krank, die andere noch gesund ist.

Eine andere Art von Verschiedenwertigkeit bietet die in Fig. XXI abgebildete Viererblastula von Echinus (9. April 1905) dar. Hier sind nur auf der einen Seite primäre Mesenchymzellen gebildet worden, auf der anderen fehlen sie. Ein Gegen-



stück hierzu unter den zerlegten Keimen liefert uns Fall 57 (Fig. XIV a und b).

Handelt es sich bei diesen letzterwähnten Keimen ohne Zweifel darum, daß einzelne Blastomeren kein Mesenchym zu bilden vermögen, so bezieht sich der folgende Fall vermutlich auf ein Unvermögen eines bestimmten Keimbereichs, bei der Ordnung des Mesenchyms zu dem bekannten Ring, Mesenchymzellen an sich zu

ziehen. Fig. XXII zeigt in polarer Ansicht einen optischen Durchschnitt durch eine Dreiergastrula von *Echinus* (17. März 1905), wo in einem Drittel die Mesenchymzellen fast gänzlich fehlen.

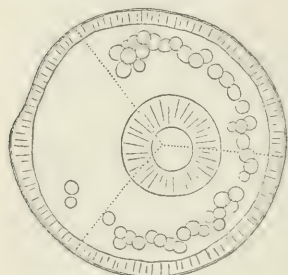


Fig. XXII.

Werfen wir schließlich noch einen Blick auf disperme Plutei, bei denen, wie bei der Viererlarve der Fig. 62 (Taf. VIII), auf der einen Seite ein ganz typisches, auf der anderen ein krüppelhaftes Skelett vorhanden ist, oder wo in Dreierlarven

(Fig. 31 und 32, Taf. V)  $\frac{1}{3}$  oder  $\frac{2}{3}$  des Skeletts wie abgeschnitten fehlen, oder auf Larven mit partiellem Pigmentdefekt, wie solche in Fig. 33, 34 und 35 zu sehen sind, so dürfen wir behaupten, daß in voller Uebereinstimmung mit den Verschiedenheiten, welche uns die isolierten Blastomeren dargeboten haben, auch in den ganzen dispermen Keimen eine verschiedene Potenz einzelner Keimbereiche nachweisbar ist.

Sind die Zerlegungsversuche dadurch ausgezeichnet, daß wir jeden von einer primären Blastomere abstammenden Zellenkomplex mit voller Exaktheit für sich allein besitzen, so haben die unzerlegten Keime den Vorzug, daß hier die von den primären Blastomeren abstammenden Bezirke sich unter völlig gleichen Bedingungen entwickeln. Sind wir demnach bei den Ganzkeimen sicher, in dem verschiedenen Verhalten der einzelnen Bereiche den Ausdruck einer ursprünglichen inneren Verschiedenheit ihrer Ausgangsbezirke vor uns zu haben, so beweisen uns die Zerlegungsversuche, daß, was ja von vornherein kaum bezweifelt werden kann, diese differenten Ausgangsbezirke im Ganzkeim nichts anderes sein können als die primären Blastomeren. Und so ergänzen sich die beiden Reihen von Befunden zu einem völlig einwandfreien Beweis für eine von Fall zu Fall höchst variable Verschiedenwertigkeit der primären Blastomeren dispermer Eier.



## F. Diskussion der bisherigen Resultate.

Wir stehen jetzt vor der Frage, worin die Verschiedenwertigkeit der ersten Blastomeren eines dispermen Eies ihren Grund haben kann. Wir können fragen: ist das Protoplasma verschieden, oder sind die Centrosomen verschieden, oder sind es die Kerne?

Man wird hier vielleicht einwenden, daß diese Zerlegung der Frage eine schematische sei, indem sowohl „Protoplasma“ wie „Kern“ verschiedenartige Bestandteile umfassen. Allein dies ist zunächst gleichgültig; wenn nur überhaupt alle Teile des Eies in diesen drei Begriffen enthalten sind, so genügt es. Sollte es sich als nötig erweisen, so lassen sich immer noch feinere Unterscheidungen vornehmen.

Beginnen wir mit dem Protoplasma, so spricht alles dafür, daß hinsichtlich seiner die primären Blastomeren eines ebenen Simultanvierers oder Simultandreiers genau ebenso äquivalent sind, wie die  $\frac{1}{2}$ - oder die  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren eines normal befruchteten Keimes.

Diese Aussage stützt sich vor allem auf die am Strongylocentrotus-Ei sichtbare Plasmastruktur, welche das Ei als eine senkrecht zur Achse gleichmäßig geschichtete Kugel erkennen läßt. Diese Kugel wird bei der normalen Entwicklung durch die beiden ersten Furchen so in 4 Quadranten zerlegt, daß jeder Quadrant von allen Eizonen die gleiche Menge erhält. Genau ebenso wird das disperme Ei im Fall des ebenen Tetrasters durch die simultane Verteilung zerlegt. Und die gleiche Äquivalenz der primären Blastomeren liefert die Dreiteilung.

Im übrigen ist es gar nicht nötig, die Verhältnisse gerade am Strongylocentrotus-Ei zu verfolgen, nachdem sich gezeigt hat, daß die spezifische Furchung der Seeigeleier eben in jener — optisch meist unerkennbaren — Protoplasmaschichtung begründet, und daß die symmetrische Furchung der primären Blastomeren eine Folge davon ist, daß die einzelnen Eizonen ganz gleichmäßig auf sie verteilt werden. Furchen sich die primären Blastomeren eines dispermen drei- oder vierteiligen Eies gleichartig, so ist damit ihre Äquivalenz in Bezug auf die Protoplasmazonen des Eies unzweifelhaft dargetan.

Es wäre nun noch denkbar, daß irgend eine andere Art protoplasmatischer Ungleichwertigkeit — für unser Auge unerkennbar und in der Furchung sich nicht ausprägend — um die Achse

herum bestünde. Allein die Zerlegungsversuche an den normalen Vierzellenstadien schließen diese Annahme aus. Wir haben die 4 normalen  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren äquivalent gefunden, und wenn sie dies im ganzen sind, müssen sie es auch in ihrem Protoplasma sein.

Wollte man aber schließlich noch einwenden, die 4 Blastomeren eines dispermen Keimes seien protoplasmatisch mit den normalen  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren deshalb nicht völlig vergleichbar, weil die letzteren durch zwei Teilungsschritte, jene durch einen einzigen entstünden, so dürfte geantwortet werden, daß, wenn dieser Punkt überhaupt einen Unterschied bedingen könnte, die dispermen Keime in ihrem Protoplasma sogar noch gleichmäßiger ausfallen müßten, als die normalen.

Damit können wir unsere erste Frage als vorläufig erledigt betrachten: im Protoplasma kann die verschiedene Potenz der primären Blastomeren dispermer Eier ihren Grund nicht haben.

Gehen wir über zu den Centrosomen und halten wir uns zunächst an die vierteiligen Eier, so ist es nach den Erfahrungen über die normale Befruchtung der Echiniden als nahezu sicher zu betrachten, daß je 2 der 4 Zentren des dispermen Eies den beiden Zentren einer normalen ersten Furchungsspindel entsprechen; denn alles spricht dafür, daß die beiden Pole des monospermen Eies ausschließlich von dem eingeführten Spermiozentrum ohne Beteiligung eines individualisierten entsprechenden Gebildes des Eies ihren Ursprung nehmen. Allein selbst wenn man annehmen wollte, es sei im Ei ein Centrosoma vorhanden, welches mit dem Sperma-Centrosoma verschmelze, und welches sich im Fall der Dispermie nur mit dem einen der beiden Spermiozentren vereinigen könne, so dürften wir doch behaupten, daß dies keine essentielle Differenz zwischen dem einen und dem anderen Zentrenpaar bewirken könnte. Denn wir wissen, daß das Spermiozentrum sowohl im kernhaltigen wie im kernlosen Eifragment, von denen doch nur das eine das Eicentrosoma enthalten könnte, alle Funktionen des Cytozentrums bis zum Pluteusstadium zu erfüllen vermag.

Eher könnte man im Fall des dispermi-dreiteiligen Eies daran denken, daß das eine der 3 Zentren von den beiden anderen verschieden wäre. Aber die Zerlegungsversuche an den Dreiern haben uns gelehrt — und das Studium der unzerlegten Dreierkeime wird es uns noch klarer zeigen — daß gerade hier die primären Blastomeren viel häufiger gleichwertig und normal gefunden werden als bei den Vierern.

Endlich ist zu betonen, daß, wenn die Zentren ungleichwertig wären und wenn dadurch eine verschiedene Potenz der Blastomeren bewirkt werden könnte, nur eine ganz bestimmte Art von Ungleichwertigkeit, diese dann aber in allen Keimen, zu erwarten wäre, nämlich im Falle des ebenen Vierers 2 normale und 2 abnorme Blastomeren, wogegen wir in Wirklichkeit alle möglichen Kombinationen vorfinden.

So dürfen wir behaupten, daß auch die Centrosomen für unsere Befunde nicht verantwortlich gemacht werden können.

Ganz anders verhält es sich nun aber mit den Kernen. Betrachtet man die normalen Kernteilungsvorgänge in den Seeigeleiern, sowie die ja gleichfalls als normal zu bezeichnende Teilung selbständiger Spermatkerne, so wird man zu der Ansicht geführt, daß von den Substanzen, die der Kern vor seiner Auflösung enthält, nur das Chromatin in geregelter Weise auf die Tochterzellen verteilt wird. Alles, was sonst noch im Kern unterscheidbar ist, verliert sich während der Mitose im Protoplasma; auch gehen, soweit uns unsere Hilfsmittel eine Aussage gestatten, außer den Chromosomen keine geformten Bestandteile des Mutterkerns in die Tochterkerne über. Daraus wird man schließen dürfen, daß es sich bei der Kernteilung nur um die geregelte Verteilung des Chromatins<sup>1)</sup> handelt, und daß, wenn auch andere Kernbestandteile auf die Tochterzellen verteilt werden, dies schon in der zweipoligen Figur in einer so unregulierten Weise geschieht, daß auch die mehrpoligen Figuren in dieser Beziehung kaum ungünstiger wirken können.

Es bleiben also zur Erklärung unseres Phänomens noch die Chromosomen übrig; und ihre Verteilungsweise in dispermen Eiern bietet uns nun in der Tat genau das dar, was wir brauchen. Denn wie uns die Erörterungen in Kapitel D gelehrt haben, werden die Chromosomen dispermer Eier sowohl nach Zahl wie nach Kombination in der variabelsten Weise auf die primären Blastomeren verteilt.

Die erste Annahme, die wir zu prüfen haben, ist sonach die, ob die verschiedene Menge von Chromatin in den einzelnen Blastomeren eines dispermen Keimes die Ursache für deren Verschiedenwertigkeit sein kann. Daß eine Blastomere eines ebenen Vierers oder Dreiers etwa gar keine Chromosomen erhielte, dieser Fall ist, wenn auch nicht durchaus unmöglich, so doch höchst un-

---

1) „Chromatin“ als Substanz der Chromosomen gefaßt.



wahrscheinlich. Wir können aber von dieser Eventualität deshalb hier völlig absehen, weil sich jedenfalls unter den oben aufgeführten Objekten solche nicht befunden haben. Es kann sich also nur um ein Zuwenig an Chromatin in der einen oder anderen Blastomere handeln.

Bei dieser Frage ist nun die Tatsache von großer Wichtigkeit, daß wir ein Maß dafür besitzen, welche Chromatinmenge zur normalen Entwicklung jedenfalls noch genügt. Es ist dies die

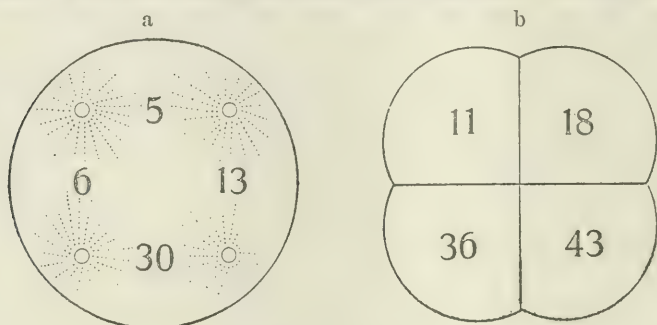


Fig. XXIII.

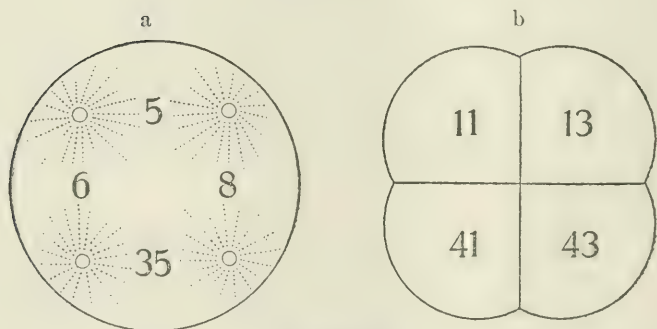


Fig. XXIV.

halbe Normalmenge, also in unserem Fall die Zahl von (ungefähr) 18 Chromosomen. Daß ein Keim mit dieser Chromosomenzahl, und zwar ohne Regulation zur Normalzahl, einen typischen Pluteus zu bilden vermag, habe ich durch die Versuche über die Entwicklung monosperm befruchteter Eifragmente ohne Eikern nachweisen können (10, 14, 27). Nehmen wir nun an, diese im einzelnen Vorkern gegebene Chromatinmenge sei das Minimum, unter welches nicht heruntergegangen werden darf, soll der Keim sich normal entwickeln, so lassen sich leicht Chromatinverteilungen im Tetraster konstruieren, bei denen eine Blastomere (Fig. XXIII a und b) oder



zwei (Fig. XXIV a und b) zu wenig Chromatin besitzen und also pathologisch werden müßten.

Sind jedoch schon nach der Prüfung der Mitosen dispermer Eier solche stark ungleichen Verteilungen offenbar sehr selten, so ergibt sich überdies aus einer einfachen Betrachtung, daß mindestens zwei von den 4 Blastomeren des Tetrastereies unter allen Umständen mehr als die notwendige Mindestmenge von Chromatin besitzen müssen. Wäre es also die zu geringe Menge, die bei der Dispermie eine Rolle spielt, so müßten wir bei der Zerlegung eines dispermen Vierers stets mindestens 2 normale Keime erhalten, was nicht der Fall ist.

Beim dispermen Triasterei könnte höchstens eine Zelle mit zu wenig Chromatin entstehen, und doch haben wir auch hier häufig genug alle 3 Blastomeren sich pathologisch entwickeln sehen.

Ist schon diese Betrachtung völlig zwingend, so führt nun auch die Untersuchung der Kernverhältnisse der aus dispermen Eiern stammenden pathologischen Objekte zu dem gleichen Resultat. Um die zu besprechenden Tatsachen richtig zu würdigen, hat man sich wieder daran zu erinnern, daß unter sonst gleichen Bedingungen die Kerngrößen (Kernoberflächen) einer Larve der Chromosomenzahl der Ausgangszellen proportional sind, so daß wir also aus dem Verhältnis der Kernoberflächen dasjenige der Chromosomenzahlen und, wie oben gezeigt, sogar die absolute Chromosomenzahl der primären Blastomeren annähernd berechnen können.

Fassen wir zunächst die Zerlegungsversuche ins Auge, so habe ich nicht selten in stark pathologischen Partialkeimen Kerngrößen gefunden, die denen der besser entwickelten Schwesterkeime gleichkamen, ja sie sogar übertrafen. So z. B. zeigte die Stereoblastula von No. 13 (p. 47) auffallend große ruhende Kerne und sogar eine Mitose, die Gastrula mit Skelett und Mundanlage aus einer der 3 Schwesterblastomeren hatte erheblich kleinere Kerne.

Der Zellenhaufen von No. 15 wies relativ sehr große Kerne und 6 Mitosen auf.

Von den 3 Keimen von No. 53 (p. 52) sind in Fig. XXV einige Kerne des Ektoderms wiedergegeben; a bezieht sich auf die tadellos entwickelte Gastrula, b auf die Stereogastrula, c auf die Stereoblastula. Man sieht, daß die normale Gastrula die kleinsten Kerne besitzt, die Stereogastrula die größten, während die Stereoblastula zwischen beiden ungefähr die Mitte hält.

Zur Ergänzung seien einige Daten über die Kerngrößen in gleichmäßig pathologisch entwickelten Schwesterkeimen angeführt. Fig. XXVI zeigt aus den 3 Stereoblastulae von No. 12 (p. 46) je einige benachbarte Kerne der Wandung; obgleich die 3 Keime kaum zu unterscheiden waren, ist ihre Kerngröße in hohem Grad verschieden. Und es ist noch besonders darauf aufmerksam zu machen, daß derjenige mit den kleinsten Kernen noch der am lebhaftesten bewegliche war. Ganz ebenso fanden sich in den 3 fast identischen Stereoblastulae von No. 14 sehr verschieden

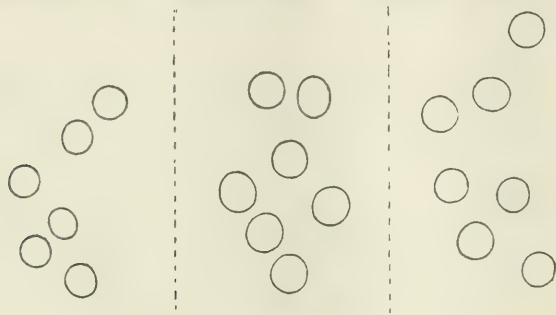


Fig. XXV.

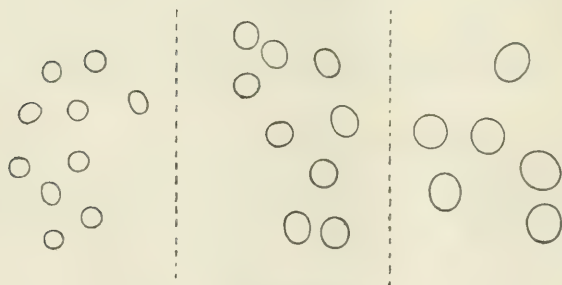


Fig. XXVI.

große Kerne. Zwischen zweien war der Unterschied ungefähr so wie zwischen mono- und amphikaryotischen Objekten, die Kerne der dritten waren etwas kleiner als die der zweiten. In der ersten wurden 4, in der zweiten 2 Mitosen angetroffen, in der dritten frisch geteilte Kerne.

Völlig entsprechend sind die Resultate an dispermen Ganzkeimen, die uns unten eingehend beschäftigen werden.

Man könnte nun vielleicht auf den Gedanken kommen, daß bei der ungleichmäßigen Verteilung der Chromosomen Zellen mit zu

viel Chromatin entstehen, und daß dies der Grund für die pathologische Entwicklung, wenigstens in manchen Fällen, sei. Aber auch diese Möglichkeit läßt sich leicht ausschließen. Unter den von mir gezüchteten dispermen Larven kommen völlig normale Plutei vor (Fig. 11, Taf. II), bei denen in einem bestimmten Bezirk Kerne vorhanden sind, aus deren Größe sich die darin enthaltene Chromosomenzahl auf etwa 54 berechnet. Diese Zahl ist also jedenfalls noch nicht zu groß. Können doch selbst aus Eiern mit 72 Chromosomen, nämlich aus den im vorigen Heft (p. 16) beschriebenen normal befruchteten Monastereiern, Plutei, wenn auch verkümmerte, hervorgehen. Nehmen wir nun an, die Zahl 54 stelle wirklich die obere Grenze für völlig normale Entwicklung dar, so läßt sich leicht einsehen, daß Blastomeren, welche dieses Maß überschreiten, bei der dispermen Entwicklung gar nicht vorkommen können. Denn selbst bei der denkbar ungleichsten Verteilung kann eine der 3 oder 4 Tochterzellen nicht mehr Chromosomen zugeteilt erhalten, als Mutterchromosomen vorhanden waren, nämlich 54.

Eine weitere Annahme wäre dann die, daß die Erkrankung dispermer Keime dadurch bewirkt werde, daß die Zellen der einzelnen Keimbezirke verschiedene Kernmengen enthalten, und daß dieser Umstand das für eine normale Entwicklung nötige Zusammenwirken dieser Bereiche unmöglich mache. Diese Annahme wird im Grund schon durch die Zerlegungsversuche ausgeschlossen, bei denen ja dieses Moment wegfällt, ohne daß sich die isolierten Blastomeren besser entwickeln als die im Verband belassenen. Völlig ausschlaggebend aber ist die Tatsache, für die ich schon im vorigen Heft Belege beigebracht habe und für die wir unten noch schlagendere Beispiele kennen lernen werden, daß im gleichen Keime Bereiche verschiedener Kerngröße mit normaler Entwicklung durchaus verträglich sind.

So bleibt, soweit ich sehen kann, nur noch eine Möglichkeit übrig, um die Chromatin-Menge mit der pathologischen Entwicklung in Beziehung zu bringen, nämlich die Annahme, daß zwar normale Entwicklung bei sehr weit differierenden Chromosomenzahlen stattfinden kann, aber doch nur bei ganz bestimmten Zahlen, wie 18, 36, 54, 72, bei Zwischenzahlen dagegen nicht. Rein auf den Kern bezogen, würde diese Annahme allerdings schon in versteckter Weise qualitative Verschiedenheiten der Chromosomen einführen; vollkommen zulässig dagegen, ja sogar sehr naheliegend erscheint sie, wenn wir das Verhältnis ins Auge fassen, in welchem Kernmenge und Protoplasamenge zu-



einander stehen. Wie im letzten Heft dieser Studien eingehend dargelegt worden ist, treffen wir in den Seeigelkeimen eine Tendenz und Fähigkeit an, die Zellgröße der Larven nach der Chromosomenzahl zu regulieren, derart, daß bei halber Chromosomenzahl ungefähr doppelt, bei doppelter ungefähr halb so viele Zellen entstehen als bei normaler Zahl. Es wäre nun, wie a. a. O. (p. 50) bereits ausgeführt worden ist, sehr wohl denkbar, daß z. B. bei Erniedrigung der Chromosomenzahl auf drei Viertel oder bei Erhöhung auf einundeinhalb der Normalzahl die Zellteilungen sich nicht so regulieren könnten, um die diesen Zahlen entsprechende Zellgröße herzustellen, und daß dann ein solcher Keim pathologisch werden müßte. Schon bei Erörterung dieser Frage im vorigen Heft konnte jedoch durch Analyse der Larven aus verschiedenen großen Eifragmenten bei gleicher Chromatinmenge gezeigt werden, daß — innerhalb gewisser Grenzen — für jedes beliebige Anfangsverhältnis von Protoplasmanmenge und Chromatinmenge schließlich in den Larven das zu normaler Betätigung nötige Mengenverhältnis, die Kernplasmarelation R. HERTWIGS, erreicht werden kann. Daß dies auch bei beliebiger Variation der Chromatinmenge in gleichen Protoplasmanmengen möglich ist, dafür genügt es vorläufig, auf die in Fig. 13 (Taf. III) und 35 (Taf. V) abgebildeten, fast normalen Dreierplutei hinzuweisen, welche aus einem kleinkernigen und zwei großkernigen Dritteln bestehen. Bei unserer Voraussetzung, daß nur jene Chromosomenzahlen normale Entwicklung ermöglichen, die durch 18 ohne Rest teilbar sind, ist die günstigste Annahme die, daß das kleinkernige Drittel die Chromosomenzahl 18 besitzt. Ist dies der Fall, so müssen die Kerne der beiden anderen Drittel ungefähr 45 Chromosomen enthalten ( $18 + 45 + 45 = 108$ ). Diese Zahl 45 wäre aber eine jener nach unserer Voraussetzung verderblichen Zwischenzahlen; und doch sind die betreffenden Larvenbereiche völlig normal.

Diese Feststellung kann uns vorläufig genügen; ich halte sie allein schon für ausreichend, die Hypothese von der Notwendigkeit bestimmter Chromosomenzahlen auszuschließen. Doch werde ich unten noch einmal eingehend auf diese Frage zurückkommen. Denn da die Hypothese, die dispermen Keime könnten die Kernplasmarelation nicht erreichen, unter allen abzuweisenden Annahmen immerhin die weitaus diskutabelste ist, wird es notwendig sein, sie mit allen einschlägigen Tatsachen zusammenzuhalten und auf ihre Stiehhaltigkeit zu prüfen. Es wird sich zeigen, daß sie in keiner Beziehung die Probe besteht.



Sind wir damit zu dem Schluß gekommen, daß nicht die abnorme Zahl der Chromosomen der Grund des von uns konstatierten Verhaltens dispermer Keime sein kann, so bleibt nur noch übrig, die abnorme Kombination der Chromosomen dafür verantwortlich zu machen. Dies aber würde heißen, daß die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen müssen. So war das Ergebnis der bisher betrachteten Erfahrungen die Hypothese von der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen.

### **G. Die Hypothese von der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen und ihre Forderungen in Bezug auf die Entwicklung dispermer Eier.**

Wenn wir im Vorhergehenden aus den Folgen der Doppelbefruchtung einerseits und aus der dabei stattfindenden Chromatinverteilung andererseits eine qualitative Verschiedenheit der Chromosomen erschlossen haben, so setzen uns die besprochenen Erscheinungen nicht in den Stand, diesen Satz anders als in solcher ganz allgemeinen Formulierung auszusprechen. Auf Grund anderer Erfahrungen sind wir jedoch in der Lage, unserem Resultat eine etwas präzisere Fassung zu geben. Die Versuche über die Entwicklung monosperm befruchteter entkernter Eifragmente und über künstliche Parthenogenese haben gelehrt, daß sowohl der Spermakern, wie der Eikern alle zur Entwicklung nötigen Chromatinqualitäten, wenigstens bis zum Pluteusstadium enthält. Eikern und Spermakern sind einander also prinzipiell äquivalent, alle Qualitäten des einen müssen auch im anderen enthalten sein. Halten wir diese Tatsache mit unseren Resultaten über Dispermie zusammen, so lassen sich hinsichtlich der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen zwei Annahmen machen. Entweder jedes Chromosoma des einzelnen Vorkerns besitzt eine ganz bestimmte Qualität oder Qualitätenkombination, und dieses Chromosoma hat im anderen Vorkern sein genaues Gegenstück, so daß also dem  $a_1$  des Eikerns ein  $a_2$  des Spermakerns entsprechen würde; oder die Qualitäten A, B, C, D . . . . . jedes Vorkerns sind beliebig auf die einzelnen Chromosomen verteilt, die Chromosomen sind gleichsam nur die Gefäße, in welche die Qualitätenträger bei der Mitose eingefüllt werden, wobei lediglich die Bedingung besteht, daß sie sämtlich untergebracht sind, wogegen es gleichgültig ist, wie sie sich in jedem einzelnen Fall auf die vorhandenen Chromosomen verteilen. Dann würde wohl dem  $A_1$  des Ei-

kerns ein  $A_2$  des Spermakerns gegenüberstehen u. s. f., die einzelnen Chromosomen aber würden sich im allgemeinen nicht entsprechen.

Es ließe sich nun schon aus einer allgemeinen Betrachtung der mitotischen Vorgänge, speziell aus der Vergleichung der Chromosomenstellung unmittelbar vor und nach dem Gerüstzustand, entnehmen, daß die erstere Annahme viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat. Fast unabweisbar aber erscheint sie angesichts der Reduktionsvorgänge. Wir wissen, daß die Chromosomenzahl sich in der Oo- und Spermatogenese auf die Hälfte reduziert; zugleich aber müssen wir, wenn das Chromatin eines jeden Vorkerns aus Trägern verschiedener Qualitäten besteht, postulieren, daß auch diese Qualitätensträger, die in der normalen amphigonen Entwicklung doppelt vertreten sind, wieder auf die einfache Zahl herabgesetzt werden. Ein solcher Prozeß kann sich ohne Schwierigkeit vollziehen, wenn jedes Chromosoma des einen Vorkerns einem bestimmten des anderen qualitativ entspricht. Würden dagegen die bei der anderen Alternative supponierten kleinsten Qualitätensträger in beliebiger Weise auf die einzelnen Chromosomen verteilt sein, so wären Einrichtungen von kaum auszudenkender Komplikation nötig, um bei Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte zugleich auch die doppelte Serie von Qualitätensträgern auf die einfache Serie herabzusetzen.

Aus diesem Grund bin ich schon in meiner ersten Veröffentlichung (22) bei der dort kurz mitgeteilten Wahrscheinlichkeitsberechnung und bei dem Hinweis auf die Beziehungen zum MENDELSchen Gesetz von der Vorstellung ausgegangen, daß jedem Chromosoma des einen Vorkerns ein solches des anderen qualitativ entspricht. Und es war ein merkwürdiges Zusammenreffen, daß kurz vorher — mir damals noch unbekannt — MONTGOMERY (94) beim Studium der Chromosomengröße in der Spermatogenese von Insekten Tatsachen ermittelt hatte, welche ihn zu ganz entsprechenden Schlüssen führten: daß nämlich jedem Chromosoma des Spermakerns ein solches des Eikerns morphologisch äquivalent sei, daß diese zwei bei der Befruchtung zusammengeführten Serien durch alle Zellenfolgen nebeneinander hergehen, bis zum Zweck der Reduktion je ein väterliches Element mit dem ihm entsprechenden mütterlichen kopuliert. Wie an diesem Punkt weiterhin die Untersuchungen von SUTTON (121) im gleichen Sinne fördernd einsetzten, habe ich in meinem Referat über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz (26) eingehend besprochen, worauf hier verwiesen sein mag.

Was durch diese Untersuchungen zuerst für Insekten aufgedeckt worden ist, scheint sich nun auch für andere Tiergruppen zu bestätigen; als sicher dürfen wir es nach den Untersuchungen von K. BONNEVIE (3) bereits für Mollusken ansehen.

Daß sich die Echiniden ebenso verhalten, ist zum mindesten sehr wahrscheinlich. Schon im Jahre 1890 habe ich (11) für Seeigel Eier verschiedene Chromosomengrößen in der ersten Furchungsspindel beschrieben und abgebildet, wenn ich auch damals nicht daran dachte, daß in dieser Verschiedenheit irgend welche Gesetzmäßigkeit liegen könnte. Ich gebe in Fig. XXVII einen Schnitt durch eine Spindel von *Strongylocentrotus* wieder, welche sehr deutliche Verschiedenheiten der gezeichneten Chromosomen erkennen läßt. Auch wenn die Unterschiede in der Länge nur die Bedeutung verschiedener Kontraktionszustände besitzen sollten, bleibt doch das verschiedene Volumen der einzelnen Chromosomen als ein völlig sicherer Unterschied übrig<sup>1)</sup>.

Um zu ermitteln, wie weit in diesen Größendifferenzen gesetzmäßige Verhältnisse vorliegen, veranlaßte ich einen meiner Schüler, Herrn F. BALTZER, die Tochterplatten sowohl monospermer, wie dispermer Eier zu untersuchen. Bei dieser Arbeit, die demnächst erscheinen wird, ergab sich vor allem, daß das in Fig. XXVII gezeichnete hakenförmige Tochterchromosoma ein völlig kon-

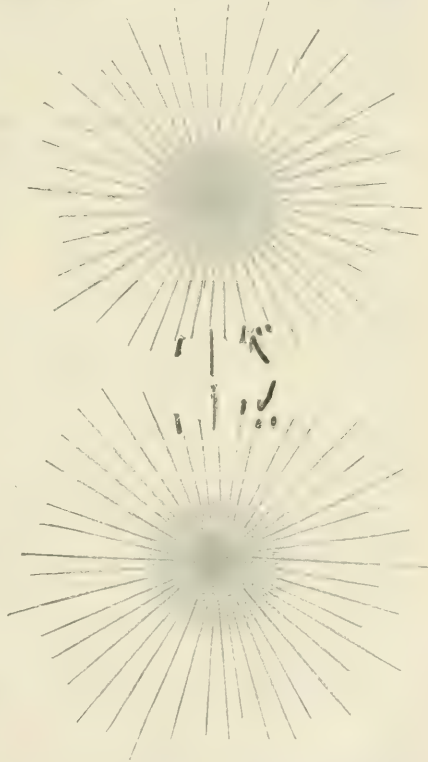


Fig. XXVII.

1) Ich darf bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, daß ich bereits 1892 (12, p. 409) die verschiedene Größe der Chromosomen bei genau bestimmter Zahl als Stütze für die Individualitätstheorie angeführt habe.



stantes Vorkommen ist. Herr BALTZER konnte in jedem darauf untersuchten monospermen Ei, sowohl bei Echinus, wie bei Strongylocentrotus, zwei Paare von solchen hakenförmigen Schwesterchromosomen nachweisen; in den dispermen Eiern fand er drei solche Paare. Danach kann nicht bezweifelt werden, daß hier ein spezifisches Chromosoma vorliegt, das in jedem Vorkern in einfacher Zahl enthalten ist. Neben diesem sehr auffallenden Element konstatierte Herr BALTZER mit großer Regelmäßigkeit noch ein weiteres, das durch besondere Länge ausgezeichnet ist. Auch dieses ist als Tochterchromosoma häufig an seiner Polseite ein wenig umgebogen.

Nach dem Gesagten dürfen wir es jedenfalls als die weitaus wahrscheinlichste Hypothese bezeichnen, daß die als qualitativ verschieden anzusehenden Chromosomen von Vorkern zu Vorkern als Ganzes homolog sind, und wir können nun betrachten, was wir unter dieser Voraussetzung von der Entwicklung dispermer Eier zu erwarten haben. Dabei müssen wir allerdings noch in zweierlei Hinsicht eine nähere Bestimmung treffen. Zunächst ist es fraglich, ob die zu normaler Entwicklung nötige Chromosomenreihe a, b, c . . . . in jedem Monokaryon in einfacher oder vielleicht in doppelter Zahl vorhanden ist; auch die letztere Annahme würde mit den oben für den Reduktionsvorgang aufgestellten Forderungen ganz wohl verträglich sein. Wir sind nicht in der Lage, diese Frage mit Bestimmtheit zu entscheiden; die eben erwähnten morphologischen Befunde sprechen aber für einmaliges Vorkommen einer jeden Chromosomenart im Monokaryon. Diese jedenfalls einfachste Annahme wollen wir daher wählen. Eine zweite Frage ist die, ob ein Kern dann normal ist, wenn er jede Chromosomenart mindestens einmal enthält, oder ob es zu seiner Normalität nötig ist, daß, wenn er z. B. drei a enthält, auch von den übrigen Arten drei Stücke vorhanden sind. Wir werden unten Tatsachen kennen lernen, aus denen wir, unter der Voraussetzung einmaligen Vorkommens jeder Chromosomenart im Monokaryon, mit Sicherheit entnehmen können, daß es innerhalb der für uns in Betracht kommenden Grenzen gleichgültig ist, in wie vielen Repräsentanten die einzelnen Chromosomenarten in einem Kern enthalten sind, wenn nur jede mindestens einmal vertreten ist. Wir legen also unseren Betrachtungen vorläufig diese Annahme zu Grunde.

Wenn wir nun unsere Postulate formulieren, so wird es für diese prinzipiellen Betrachtungen genügen, wenn wir, der leichteren



Übersicht wegen, statt der (ungefähr) 18 Chromosomen<sup>1)</sup> des Echinidenvorkerns nur 4 annehmen. Wir bezeichnen sie als a, b, c und d; das disperme Ei enthält also 3 a, 3 b, 3 c und 3 d. Wo es uns darauf ankommt, die Kernangehörigkeit der einzelnen Chromosomen auszudrücken, verwenden wir für den Eikern den Index 1, für die beiden Spermakerne die Indices 2 und 3.

Was wir zu erwarten haben, ist folgendes:

1) In den einzelnen dispermen Keimen des Tetraster- oder Triastertypus werden die primären Blastomeren sehr verschiedene Kombinationen von normaler und pathologischer Entwicklung darbieten können. Denn wie eine Betrachtung der Diagramme Fig. XXVIII—XXXII für tetrazentrische Eier lehrt, wird es möglich sein, daß alle 4 Blastomeren die richtige Chromosomen-Kombination a b c d erhalten (Fig. XXVIII a, b); es wird vorkommen, daß

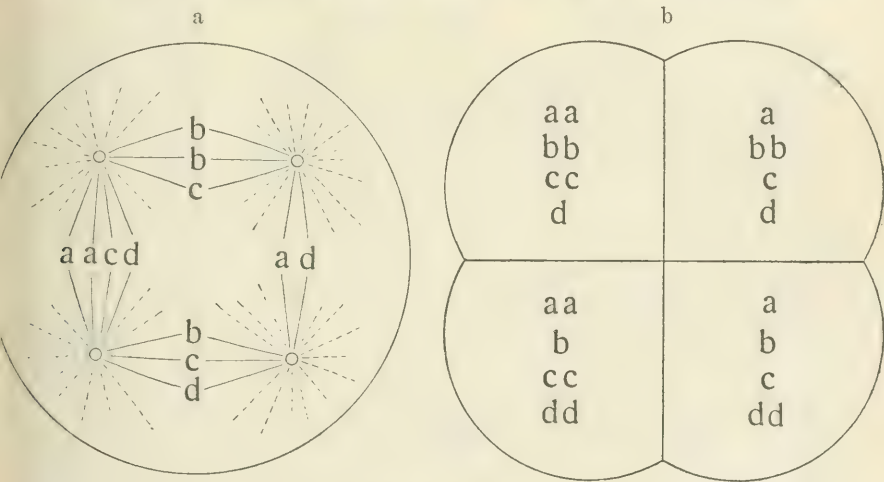


Fig. XXVIII.

3 (Fig. XXIX a, b), 2 (Fig. XXX a, b), eine (Fig. XXXI a, b) oder endlich gar keine Blastomere (Fig. XXXII a, b) Repräsentanten aller Chromosomenarten zugeteilt erhält<sup>2)</sup>. Daß eine diesem Postulat entsprechende Variabilität in der Tat vor-

1) Bei Echinus kommen, wie ich früher (11) festgestellt habe, auch Individuen mit 9 Chromosomen vor. Bei meinen neueren Untersuchungen sind mir jedoch niemals mehr solche Fälle begegnet.

2) In diesen, wie in späteren Diagrammen sind diejenigen Blastomeren, welche nicht die ganze Chromosomenserie a b c d erhalten, durch Punktierung gekennzeichnet.

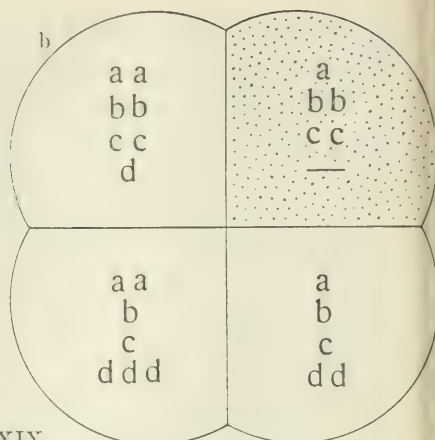
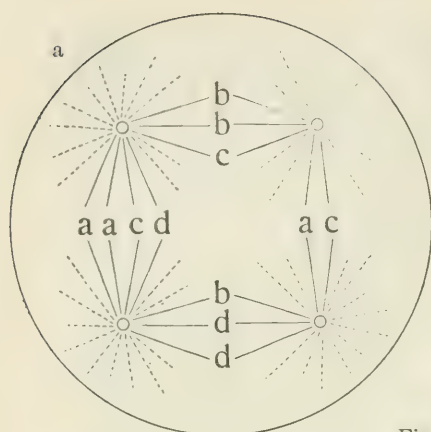


Fig. XXIX.

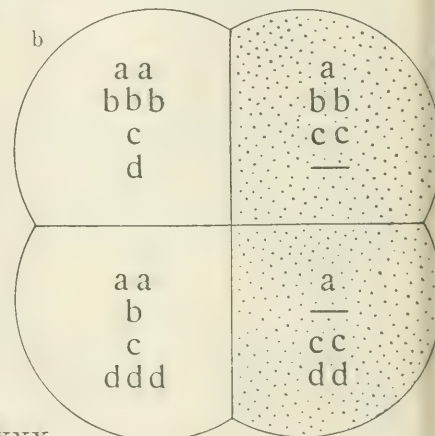
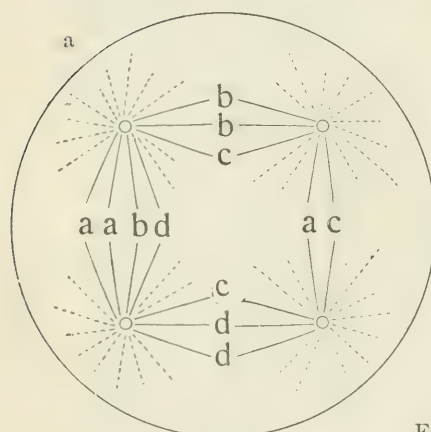


Fig. XXX.

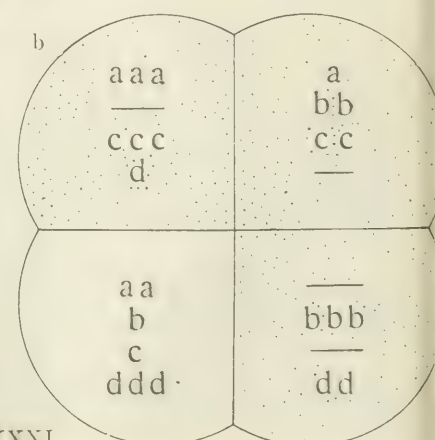
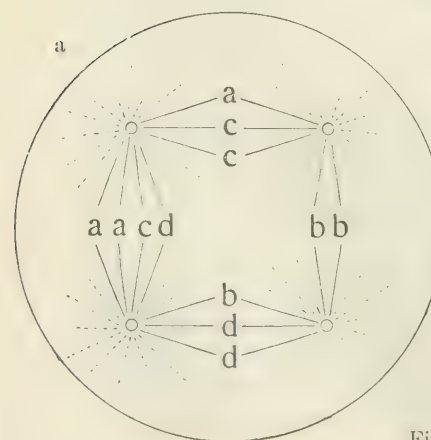


Fig. XXXI.

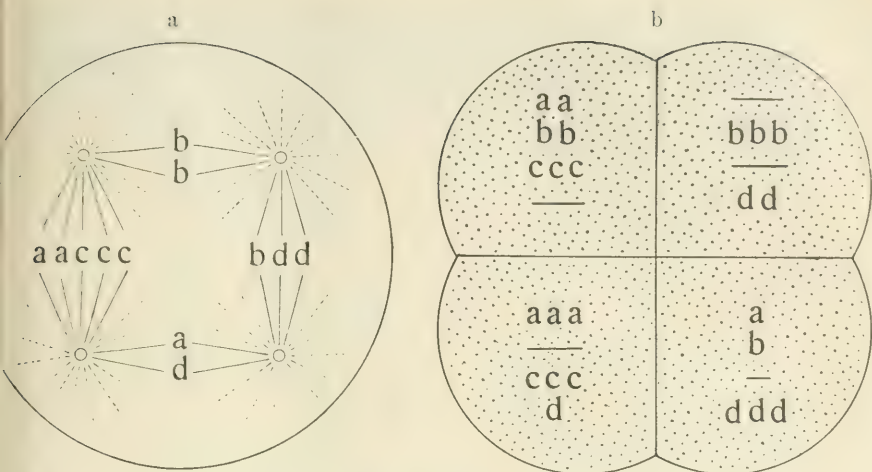


Fig. XXXII.

handen ist, davon haben uns die Zerlegungsversuche bereits überzeugt; wir haben unter den zerlegten Vierern Fälle kennen gelernt, wo sich 3 Gastrulae (No. 7) entwickelt haben, solche, wo 2 Gastrulae aufgetreten sind (No. 19), solche mit einer Gastrula (No. 6) und endlich solche mit gar keiner (No. 14).

2) Lassen wir disperme Keime sich als Ganzes entwickeln, so haben wir nach dem Gesagten bei größeren Zahlen alle Abstufungen von normalen Larven durch partiell-normale bis zur völlig pathologischen zu erwarten.

3) Die Aussichten der Triastereier müssen viel günstigere sein, als die der Tetrastereier. Denn wir haben in beiden Fällen genau den gleichen Chromatinbestand, aber mit dem Unterschied, daß die Chromosomen im einen Falle auf 3, im anderen auf 4 Zellen verteilt werden. Zeichnen wir uns für eine Chromosomenart die verschiedenen Verteilungsmöglichkeiten, ohne uns auf die Zahl der denkbaren Fälle bei Unterscheidung der einzelnen Pole und Chromosomen einzulassen, so ergibt sich aus einer Vergleichung von Fig. XXXIII und XXXIV, daß bei simultaner Dreiteilung ein Drittel, bei simultaner Vierteilung die Hälfte der Anordnungsmöglichkeiten ungünstig sind, eine Differenz, die sich bei 18 verschiedenen Chromosomenarten, die unabhängig voneinander verteilt werden, gewaltig steigert.

4) Aus den Keimen des Doppelspindel- und des Amphiasier-Monaster-Typus müssen, falls diese Konstellationen

zu simultaner Vier- oder Dreiteilung führen, stets (annähernd) normale Larven entstehen. Aber auch, wenn im Fall des Doppelspindeltypus sich zunächst doppelwertige Zellen bilden (vergl. p. 19), werden die Aussichten solcher Keime erheblich günstiger sein müssen, als die der Tetrastereier.

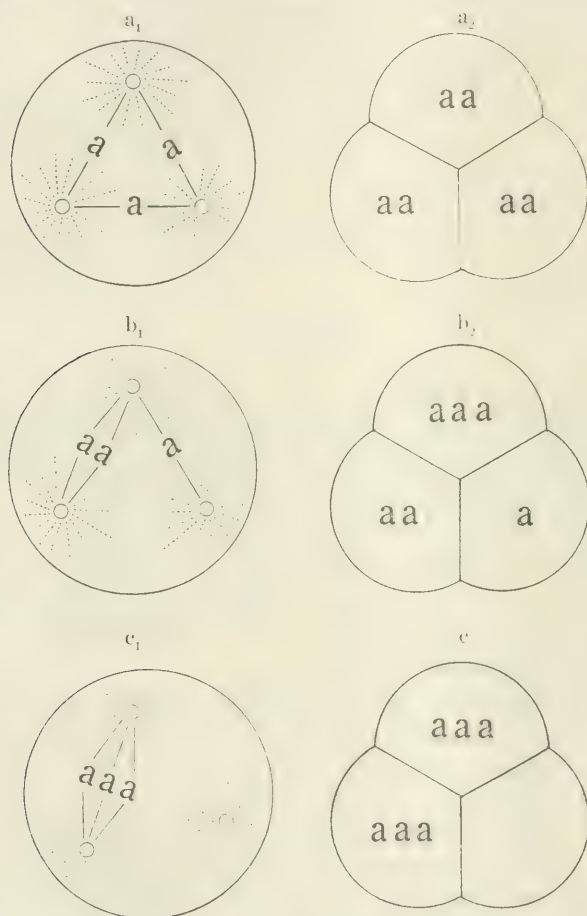


Fig. XXXIII.

5) Es ist zu erwarten, daß die Normalität eines dispermen Keimes von der quantitativen Verteilung des Chromatins oberhalb einer nach unseren Annahmen selbstverständlichen Grenze unabhängig ist. Denn auch bei rein zufälliger Gruppierung der Chromosomen in einer mehrpoligen Figur werden Fälle eintreten können, wo trotz ganz gleichmäßiger quantitativer Verteilung



allen 4 Zellen die eine oder andere Chromosomenart fehlt (Fig. XXXV a, b), während umgekehrt quantitativ sehr un-

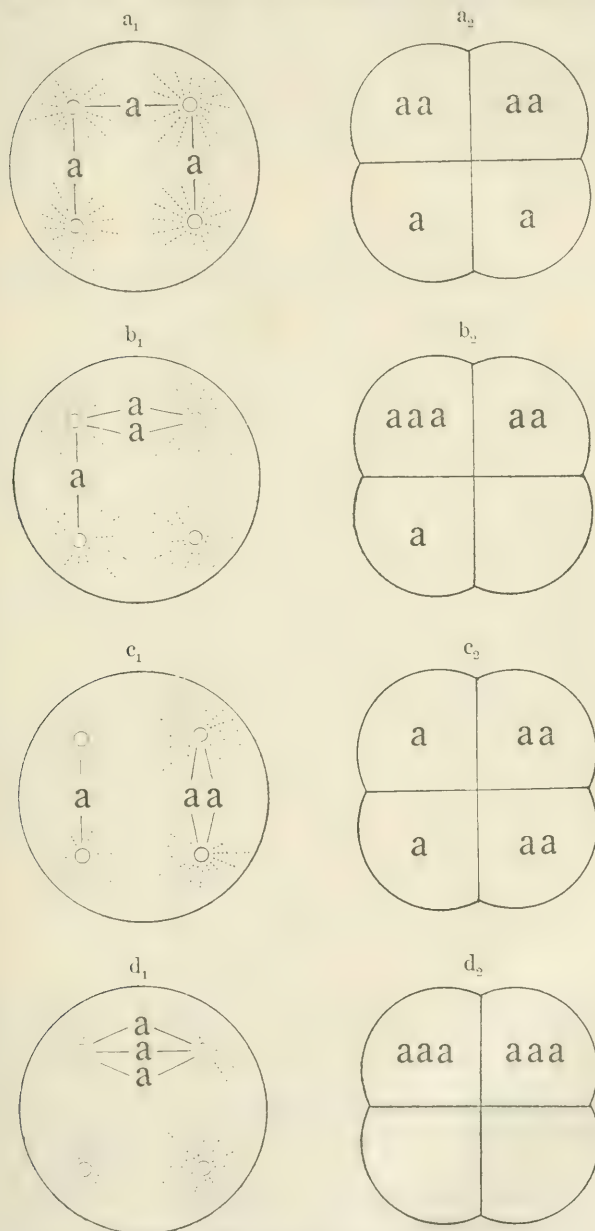


Fig. XXXIV.

gleiche Verteilung allen Zellen jede Chromosomenart zu vermitteln vermag (Fig. XXXVI a, b). Und so hätten wir zu erwarten, daß Keime mit lauter gleich großen und im Fall des Triasters

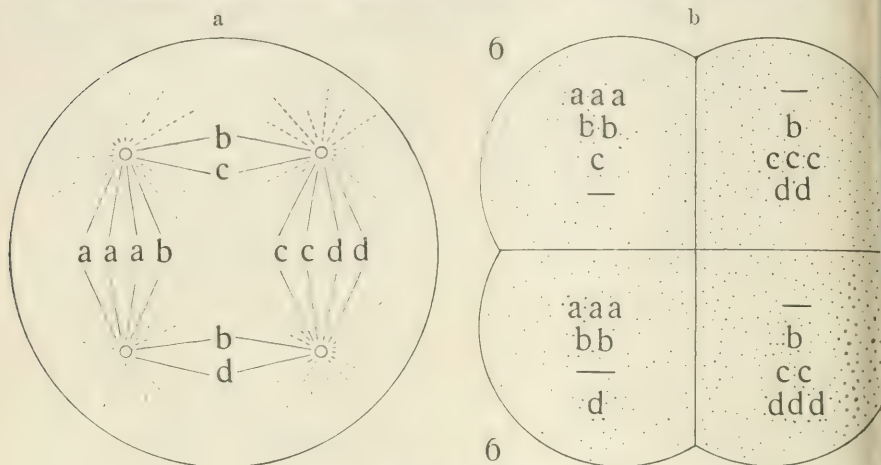


Fig. XXXV.

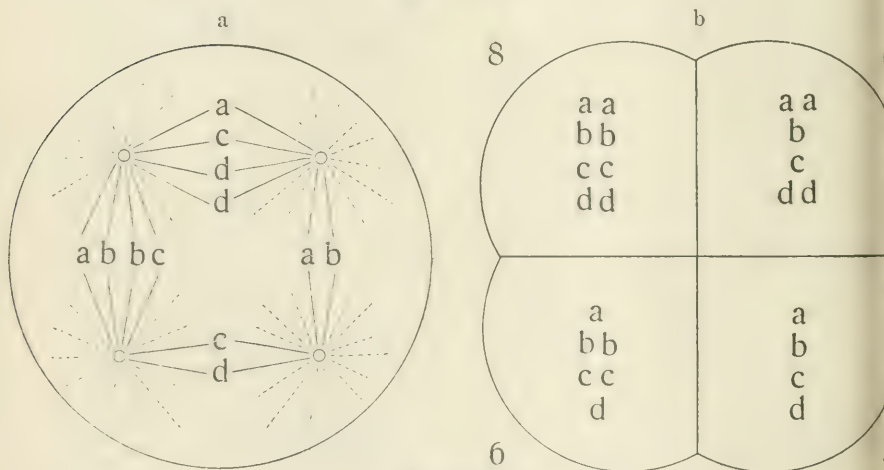


Fig. XXXVI.

sogar normal großen Kernen hochgradig pathologisch sein können, solche mit sehr verschieden großen Kernen dagegen normal<sup>1)</sup>.

1) Von diesen zwei Punkten ist allerdings nur der zweite einer exakten Prüfung zugänglich, der erste deshalb nicht, weil die Kerngröße erkrankter Larventeile von dem Zeitpunkt der Erkrankung

Um nun diese Postulate auf ihre Richtigkeit zu prüfen, wenden wir uns zu der speziellen Analyse der oben unterschiedenen Dispermie-Typen, wobei wir jedoch auch diejenigen Eigenschaften dispermer Keime zu betrachten haben, welche mit unserem Hauptproblem nur indirekt oder auch gar nicht in Beziehung stehen. Zum Schluß werden wir dann alle für unsere Frage in Betracht kommenden Tatsachen im Zusammenhang überblicken.

## II. Die Entwicklung der simultan dreigeteilten Eier.

### I. Uebersicht über das Versuchsmaterial.

Die Gesamtzahl der von mir untersuchten isolierten Dreier beträgt 913<sup>1)</sup>; davon wurden 85 in ihre Blastomeren zerlegt, worüber oben (p. 48) berichtet worden ist, 828 wurden als Ganzes gezüchtet. Von diesen letzteren sind 132 auf jüngeren Stadien konserviert, die übrigen 696 so lange am Leben belassen worden, bis nach sonstigen Erfahrungen auf eine wesentliche Weiterentwicklung nicht mehr zu rechnen war. Von jenen 132 wurden übrigens nur 109 aufs Geratewohl getötet, die 23 anderen waren bereits als hochgradig pathologisch zu erkennen, so daß die Zahl derjenigen Larven, welche bei der prozentischen Feststellung von normaler und pathologischer Entwicklung in Rechnung kommen, 719 beträgt.

Die angeführten Zahlen verteilen sich auf 12 Versuche, und zwar treffen hiervon auf

Strongylocentrotus	7
Echinus	2
Strongylocentrotus ♂	1
Echinus ♀	2
Sphaerechinus	2

Ich führe die Versuche nachstehend auf, wobei jeder eine Nummer erhält, unter der er im folgenden zitiert ist.

abhängt, so zwar, daß die Kerne frühzeitig erkrankter Zellen trotz geringerer Chromosomenzahl größer sein können als diejenigen von später krank gewordenen.

1) Hierbei sind die völlig resultatlos gebliebenen Versuche mit dispermen Dreiern der Kombination 

Strong. ♂
Sphaer. ♀

 nicht mitgezählt.

No.	Datum	Species	Zahl der isolierten Stücke
1	19. Dez. 1901	Strongylocentrotus	7
2	6. Jan. 1902	"	41
3	13. " 1902	"	14
4	14. " 1902	"	66
5	15. " 1902	"	81 (23 pathologische Objekte nach 24 Std. getötet)
6	20. " 1902	Sphaerechinus	54
7	25. " 1902	Strongylocentrotus ♂ Echinus ♀	30
8	30. " 1902	Echinus	54
9	10. Febr. 1902	Strongylocentrotus	184
10	14. " 1902	Sphaerechinus	279 (100 beliebige Objekte nach 24 Std. getötet)
11	20. März 1902	Strongylocentrotus	9
12	17. " 1905	Echinus	9 (sämtlich nach 24 Std. getötet)
Summe			828

Es sei zunächst an einigen Beispielen gezeigt, was in einem solchen Versuch nebeneinander vorkommt.

In dem Versuch No. 1 wurden unter 7 Objekten gefunden:

- 1 Pluteus (asymmetrisch),
- 1 schöne geblähte Gastrula mit großem und kleinem Dreistrahler,
- 3 Stereogastrulae,
- 1 pathologische Blastula, die etwa  $\frac{1}{3}$  ihrer Wand nach außen abgestoßen hatte (Fig. XVI, p. 56),
- 1 Zellhaufen.

Es haben also von 7 Stück 5 gastruliert, d. i. über 70 Proz., davon 3 freilich in bereits stark pathologischem Zustand; 1 Pluteus ist aufgetreten, d. i. 14 Proz. der Gesamtzahl.

In dem Versuch No. 3 wurden unter 14 Objekten gefunden:

- 1 Gastrula mit rudimentärem Urdarm und 2 Dreistrahlern,
- 1 krankhafte Gastrula mit nach links verschobenem Urdarm und mit einseitig rechts entwickeltem abnormen Skelett,
- 1 nicht gastrulierte Larve, vielleicht partielle Exogastrula mit jederseits Doppelskelettanlage,
- 11 Stereoblastulae und Klumpen.

Es ist also nur bei etwa 14 Proz. der Objekte Gastrulation erfolgt, keines war im stande, sich bis zum Pluteus zu entwickeln.



In dem Versuch No. 6 wurden unter 54 Objekten gefunden:

- 3 mehr oder weniger defekte und asymmetrische Jungplutei,
  - 1 Gastrula mit asymmetrisch verschobenem Darm; an der Seite, nach der der Darm verlagert ist, viele pathologische Elemente im Innern; beiderseits Skelett-Dreistrahler,
  - 3 ähnliche,
  - 1 Gastrula mit symmetrischem Darm; jederseits ein kleiner Dreistrahler,
  - 1 Gastrula mit äußerst schwächtigem axialen Darm und 2 schwachen Dreistrahlern,
  - 1 Larve mit ganz minimalem, an die Wand gedrücktem Urdarm und 3 kleinen Dreistrahlern,
  - 1 Gastrula mit rudimentärem Urdarm ohne Skelettanlage,
  - 1 ähnliche,
  - 1 Gastrula mit sehr kurzem, aber dickem Urdarm und einem starken und einem schwachen Dreistrahler,
  - 1 Gastrula mit ganz kurzem, knopfartigem Urdarm und einem winzigen Dreistrahler,
  - 1 ähnliche,
  - 1 stark geblähte, ziemlich symmetrische Gastrula mit 2 Dreistrahlern,
  - 1 blasige Larve, ganz ohne Darm, mit 2 kleinen symmetrischen Dreistrahlern und vielen pathologischen Elementen im Innern,
  - 4 große blasige Larven ohne Darm und Skelettanlage.
- Rest: Stereoblastulae und Klumpen oder völlig in Zellen aufgelöst.

Hier haben von 54 Objekten 17 gastruliert, wenn auch zum Teil in sehr abnormer Weise, d. i. etwa 31 Proz. Von diesen sind 3 zum Stadium des Jungpluteus gelangt, d. i. 5,5 Proz. der Gesamtzahl.

In dem Versuch No. 11 wurden unter 9 Objekten gefunden:

- 3 Plutei,
- 3 Stereoblastulae,
- 3 in Zellen zerfallende Klumpen.

Es haben also 33 Proz. gastruliert und sich überdies zum Pluteusstadium weiterentwickelt.

In ähnlicher Weise variabel waren auch die Resultate aller übrigen Versuche. Es hat für den Untersucher etwas immer wieder Ueberraschendes, aus den völlig gleich aussehenden dreigeteilten Eiern, die sich in ganz identischer Weise und mit höchster Regelmäßigkeit weiterfurchen, bald einen wohlgebildeten Pluteus, bald einen regellosen Zellenklumpen hervorgehen zu sehen.

Was nun die Zahl der Plutei aus allen Versuchen zusammen anlangt, so ist eine bestimmte Aussage hierüber kaum zu

machen, da es unmöglich ist, mit Bestimmtheit zu sagen, was noch als Pluteus zu gelten hat, was nicht. Weniger an die Schwierigkeit einer Abgrenzung gegenüber dem Gastrulastadium ist hier zu denken, als vielmehr daran, daß eine Larve in der einen Hinsicht oder in einem bestimmten Bereich den Zustand des typischen Pluteus erreicht haben kann, während sie andererseits defekt oder zurückgeblieben ist. Zählt man alle Larven zusammen, die wenigstens überwiegend die Merkmale eines Pluteus darbieten, wobei aber mehr oder weniger hochgradige Defekte vorhanden sein können, so ergibt sich in allen Versuchen zusammen, d. h. also unter 719 in Betracht kommenden Objekten, die Zahl 79, d. i. ungefähr 11 Proz. Wie sich diese auf die einzelnen Versuche verteilen, zeigt die nachstehende Tabelle.

No.	Anzahl der Objekte	Plutei	Prozentsatz der Plutei
1	7	1	14 Proz.
2	41	7	17 "
2	14	0	0 "
4	66	14	21 "
5	81	9	11 "
6	54	3	5,5 "
7	30	1	3,3 "
8	54	12	16,6 "
9	184	8	3,3 "
10	179 (Von den 279 bei diesem Versuch isolierten sind 100 nach 24 Stunden getötet worden.)	21	12 "
11	9	3	33 "
Summe:	719	79	

Die Zahl derjenigen Plutei, bei denen nur Asymmetrieen, aber keine wirklichen Defekte vorkommen, beträgt 58, d. i. ungefähr 8 Proz. Solche endlich, welche in allen Stücken vollkommen normal und so symmetrisch sind, wie die aus monospermen Eiern stammenden, habe ich nur 4 gesehen, d. i. 0,6 Proz. Die Zahl der geringgradig asymmetrischen, aber sonst völlig normalen, beträgt 28.

Fast ausnahmslos ist zu konstatieren, daß die Dreierplutei gegenüber denen der normalen Kontrollzuchten in der Größe zurückstehen. In erster Linie wird dies wohl eine Wirkung der Doppelbefruchtung sein; ohne Zweifel aber ist auch das Isolieren und die Aufzucht in kleinen Schälchen zum Teil Schuld daran.

## II. Polarität und Bilateralität der Dreierlarven.

Unter all den dispermen Dreierlarven, die ich gezüchtet habe, und, wie gleich bemerkt sein mag, ebenso unter den mehr als 1500 Vierern, war keine einzige Doppelbildung. Damit wird die immer noch hier und dort auftauchende Vermutung, Doppelbildung und Doppelbefruchtung könnten irgendwie in einem Zusammenhang stehen, wenigstens für die Echiniden definitiv aufzugeben sein.

Nachdem ich zeigen konnte (19, 20), daß die Mesenchym- und Darmbildung an den vegetativen Pol des Eies geknüpft ist und daß ein doppelter Urdarm durch Spaltung dieses Poles vor oder während der Furchung<sup>1)</sup> hervorgerufen wird, ist es ja von vornherein klar, daß Doppelbefruchtung auf diese Art von Doppelbildung keinen Einfluß haben kann. Denn die Protoplasma-regionen bleiben in einem dispermen Keim in der gleichen gegenseitigen Lage wie in einem normalen. Und wenn wir also in Fig. 33 (Taf. V) eine disperme *Strongylocentrotus*-larve sehen, deren Darm in seinem mittleren Abschnitt wie aus 3 selbständigen Stücken verschmolzen aussieht, so kann dies nur auf einer protoplasmatischen Störung beruhen, die mit der Dispermie nichts zu tun hat, wenn auch gerade die Dreiteiligkeit vermutlich mit der simultanen Dreiteilung des Eies zusammenhängt. Es ist nach dem Gesagten fast unnötig, noch zu bemerken, daß die Primitivorgane eines dispermen Dreierpluteus sich genau so auf die polare Protoplasmaschichtung des Eies beziehen, wie diejenigen einer monospermen Larve.

Nicht so einfach liegt die Frage, wie es sich bei einer dispermen Dreierlarve mit der Bilateralität verhält; und dies rührt eben daher, daß wir auch über die Bilateralitätsbestimmung bei der normalen Entwicklung nur sehr ungenügend unterrichtet sind. Was wir hierüber wissen, ist folgendes.

1) Die Bilateralität kann, wie ich gezeigt habe (19), dem Ei durch Deformierung künstlich aufgeprägt werden. Streckt man durch Schütteln ein Ei senkrecht oder schief zu seiner Achse, so wird die dadurch hergestellte längsellipsoide künstliche Symmetrieebene zur Medianebene<sup>2)</sup>.

1) Letzterer Nachweis (22, p. 84) wurde kurz darauf auch von DRIESCH (43) geliefert.

2) Den Einwand, den ich mir selbst gegen die Beweiskraft dieser Versuche gemacht habe, daß sich nämlich das Ei in der Richtung einer präformierten Medianebene vielleicht leichter strecken

2) Im nichtdeformierten Ei scheint, wie ich bereits kurz mitgeteilt habe, die Medianebene der Larve mit der ersten Furche zusammenzutreffen. Es sind zweierlei Versuche, aus denen ich das schließe; einmal der im vorigen Heft (p. 22) beschriebene Fall von „partieller Thelykaryose“, wobei die eine der beiden primären Blastomeren doppelt so viel Chromatin erhalten hatte, wie die andere, und wo dann die Medianebene der Larve annähernd mit der Grenze des großkernigen und kleinkernigen Bereiches zusammenfiel. Wichtiger sind, wegen der größeren Zahl von Fällen, Versuche, bei denen ich darauf ausging, in den Abkömmlingen einer der beiden primären Blastomeren pathologische Vorgänge hervorzurufen (22, p. 87). Es wurden zu diesem Zweck Eier beim Uebergang vom Zwei- zum Vierzellenstadium einige Minuten geschüttelt. Nach den Beobachtungen E. B. WILSONS (130) läßt sich durch diese Prozedur die Zellteilung hintanhalten. Das Verfahren wirkt aber sehr ungleichmäßig, und darin liegt für unseren Zweck seine Bedeutung. Man erhält nämlich nicht selten Fälle, in denen die Teilung nur in der einen  $\frac{1}{2}$ -Blastomere unterdrückt ist, in der anderen nicht, so daß ein dreizelliges Stadium zustande kommt, aus 2 einwertigen und einer doppelwertigen Zelle bestehend. Der Zustand besitzt die größte Ähnlichkeit mit dem Verhalten derjenigen Eier des dispermen Doppelspindeltypus (vergl. oben p. 18), die simultan in 2 einwertige und eine doppelwertige Zelle zerfallen. Nur besteht der Unterschied, daß ein derartiger dispermer Keim 2 Amphikaryen und 2 Hemikaryen enthält, wogegen bei Furchenunterdrückung überall Amphikaryen vorhanden sind. Genau wie bei der Dispermie führt nun auch hier die Doppelwertigkeit sehr häufig früher oder später zu mehrpoligen Mitosen, und dies ist offenbar der Grund dafür, daß dieser Teil des Keimes nicht selten pathologisch wird. Ganz ausnahmslos habe ich nun für 10 derartige Objekte konstatieren können, daß dann, wenn sich die doppelwertige Zelle zunächst überhaupt noch mitentwickelt, ein Pluteus entsteht, der auf der einen Seite völlig normal, auf der anderen mehr oder minder pathologisch<sup>1)</sup>

lasse als in jeder anderen, konnte ich seither durch eine einfache Feststellung beseitigen. Wäre er zutreffend, so müßte jedes in der Richtung seiner Achse gepreßte Ei im Aequator oval werden, was niemals der Fall ist.

1) Es braucht kaum gesagt zu werden, daß man diese Methode, einen Keim partiell pathologisch zu machen, auch auf andere Furchungsschritte anwenden kann. Ich komme auf die Bedeutung solcher Versuche an anderer Stelle zurück.



ist. Ich habe in Fig. 16—18 (Taf. III) 3 solche Larven abgebildet, 2 in der Ansicht von vorn, eine vom Scheitel. Sie werden uns wegen ihrer nahen Vergleichbarkeit mit gewissen dispermen Keimen unten nochmals beschäftigen.

Ganz entsprechend zeigte sich, wenn durch Schütteln beim Uebergang vom Vier- zum Achtzellenstadium ein Viertel des Keimes pathologisch geworden war, der Defekt ausschließlich auf der einen Seite der Medianebene, und zwar entweder im Scheitelbereich oder im Bereich des Oral- und Anallappens. Nach diesen Ergebnissen ist kaum mehr ein Zweifel möglich, daß im nicht-deformierten Ei die erste Furchungsebene zur Medianebene wird<sup>1)</sup>.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unseren dispermdreiteiligen Eiern zurück, so gehören auch sie zu der Kategorie der nichtdeformierten Eier, und so liegt nach dem Gesagten der Gedanke nahe, daß ein solches Ei mit seiner dreistrahligem ersten Furche bei der Bestimmung der Medianebene in Verlegenheit kommen, oder daß eine partielle Spaltung der Medianebene und damit eine entsprechende Verdoppelung in der Scheitelregion oder in der Region des Mundlappens eintreten könne.

Nichts dergleichen habe ich je beobachtet, und wir dürfen danach wohl sagen, daß der abnorme Furchungstypus für die Bestimmung der Symmetrieebene völlig belanglos ist. Der Keim ist, sofern er überhaupt gesund genug ist, stets im stande, eine Medianebene zu finden, wenn uns auch die Art, wie dies geschieht, zunächst dunkel bleibt.

Um diesem Problem näher zu kommen, ist vor allem die Frage zu beantworten, in welcher Weise die einzelnen Bezirke eines Dreierpluteus auf die 3 primären Blastomeren zurückzuführen sind. Es ist oben (p. 36) dargelegt worden, welches Mittel diese Zurückführung ermöglicht; es ist die in vielen dispermen Dreier-

---

1) Zu einem gerade entgegengesetzten Ergebnis ist, ohne meine Befunde zu berücksichtigen, vor kurzem DRIESCH (47) gelangt. Er glaubt aus gewissen Experimenten den Schluß ziehen zu müssen, daß die Medianebene normalerweise auf der ersten Furche senkrecht steht. Ich werde anderwärts genauer darlegen, daß dieser Schluß nicht zwingend ist. Hier genüge die Bemerkung, daß es sich in den DRIESCHSchen Experimenten um deformierte Keime und also um eine von der normalen abweichende künstliche Symmetrieebene handelt, wie bei meinen oben erwähnten Deformierungsversuchen.

larven nachweisbare spezifische Kerngröße einzelner Drittel. Unter 49 gut entwickelten Dreierplutei, die ich auf diese Verhältnisse geprüft habe, vermochte ich an 20 Exemplaren sichere Verschiedenheiten der Kerngröße nachzuweisen. Ehe wir einige von diesen Larven näher ins Auge fassen, ist eine kurze Orientierung darüber nötig, in welcher Hinsicht das Verhältnis zwischen den 3  $\frac{1}{3}$ -Blastomeren und den Larvenregionen überhaupt ein variables sein kann. Wir wissen vom *Strongylocentrotus*-Ei, daß die unpigmentierte vegetative Polkappe (das Mikromerenfeld) das primäre Mesenchym liefert, und daß die angrenzende pigmentierte Zone sich als Urdarm einstülpt. Wir haben andererseits im Kapitel C (p. 25) erfahren, daß die Triastereier sich so teilen, daß jeder primären Blastomere von allen Eizonen ein Drittel zufällt (vergl. Fig. VI, p. 25). Falls also diese Eier den sonst gültigen Entwicklungsgesetzen folgen, muß jede der 3 primären



Fig. XXXVII.

Blastomeren in gleicher Weise an der Mesenchymbildung partizipieren, und es muß nach vollzogener Gastrulation jeder aus einer  $\frac{1}{3}$ -Blastomere stammende Zellenkomplex ein Drittel von Ektoderm und Entoderm darstellen, so zwar, daß diese drei Bereiche im Ektoderm am animalen Pol, d. i. an der sich differenzierenden Wimperschopfplatte, zusammenstoßen, während im Entoderm das

blinde Ende des Urdarms den Treffpunkt der drei Grenzlinien enthält. Wie an der Mesenchymbildung und an den embryonalen Blättern, so müssen endlich die drei Bereiche auch gleichmäßig an der Umgrenzung des Urmunds teilnehmen. An dem in Fig. XXXVII gegebenen Schema einer von der Urmundseite gesehenen Gastrula ist dieses zu postulierende Verhältnis dargestellt.

Die Prüfung der Dreierlarven mit Bereichen verschiedener Kerngröße bestätigt unsere Erwartungen. Dies sei zunächst an zwei besonders günstigen Objekten, einer beginnenden Gastrula und einem Pluteus, näher erläutert.

Fig. XXXVIIIa zeigt den optischen Schnitt durch eine junge Dreiergastrula von *Echinus* (Versuch No. 12), aus einem Ei stammend, an welchem der für die Dreier typische Ablauf der Furchung verfolgt worden war. Die Larve ist so orientiert, daß der in a gezeichnete größte Durchschnitt ein wenig von der Medianebene abweicht; an der Darmneigung lassen sich die spätere

Scheitelregion (links) und Mundregion (rechts) unterscheiden<sup>1)</sup>. Die gleiche Bestimmung läßt sich auch auf Grund der Anordnung des primären Mesenchyms treffen (vergl. Fig. XXXVIII b). Der Schnitt a läßt links ungewöhnlich große, rechts ungewöhnlich kleine Kerne erkennen; die Grenze geht — wie die Pfeile angeben — unserer Forderung entsprechend, einerseits durch die Wimper-schopfplatte (das Akron), andererseits durch den Grund des Urdarms. Die in dem optischen Schnitt a gezeichneten Bereiche gehören zwei Larvendritteln an, die sich durch ihre stark verschiedene Kerngröße aufs schärfste voneinander abgrenzen. Das

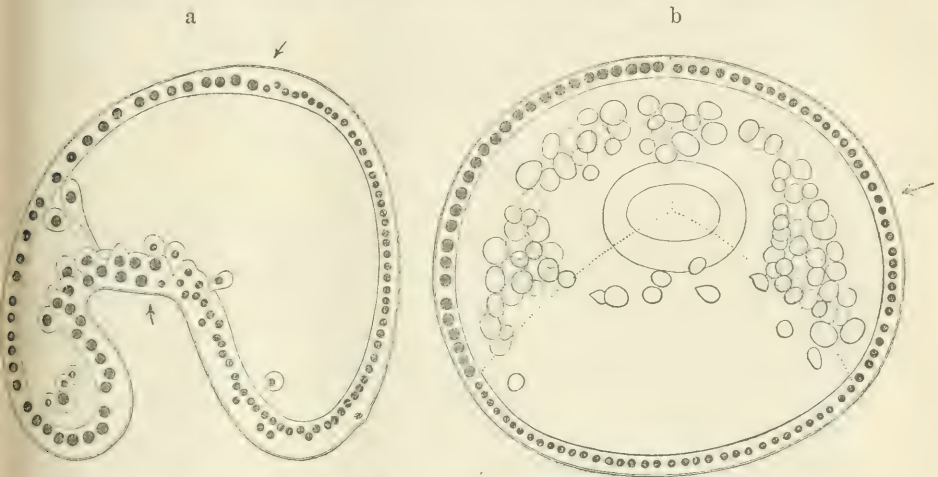


Fig. XXXVIII.

dritte Drittel zeigt abermals eine andere Kerngröße, die zwischen jenen beiden ungefähr die Mitte hält. In Fig. XXXIX sind aus jedem Larvendrittel einige Kernkonturen bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Das Verhältnis der drei Drittel zur Larvensymmetrie ist dieses, daß der Bereich der großen und der mittleren Kerne ziemlich genau in der Medianebene, und zwar auf der Scheitel-seite der Gastrula, zusammenstoßen; das kleinkernige Drittel bildet die Mundseite und wird von der Medianebene annähernd halbiert. In der Fig. XXXVIII b, welche die Gastrula in der Ansicht vom vegetativen Pol darstellt, ist durch Kombination des nach dem Leben gezeichneten Mesenchymkranzes mit den nach dem konser-

1) Ueber die Erscheinung, daß das Urdarmende zuerst nicht gegen die Mundseite, sondern entgegengesetzt gerichtet ist, vergl. DRIESCH (39) und besonders H. SCHMIDT (112).

vierten Objekt eingetragenen Ektodermkernen dieses Verhältnis zur Anschauung gebracht. Der Pfeil rechts von der Figur gibt die Richtung an, in welcher man auf das Objekt blickt, um den in a wiedergegebenen optischen Schnitt zu erhalten.

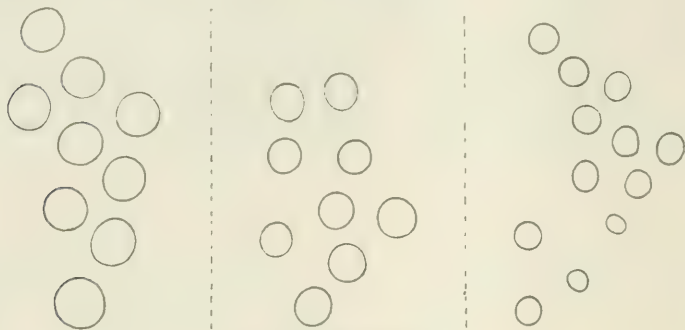


Fig. XXXIX.

Eine ganz andere Verteilung der drei Larvendrittel um die Achse herum zeigt der nun zu besprechende Pluteus von *Strongylocentrotus* (Versuch No. 4). Da die kompliziertere Form des Pluteus die Orientierung etwas schwieriger macht, seien die Grenzen der drei Drittel zunächst an zwei plastischen Oberflächenbildern beschrieben, von denen das eine (Fig. 111, Taf. II) unser Objekt von vorn-unten und etwas von links, das andere (Fig. 11 m) von hinten und etwas von rechts wiedergibt. Denken wir uns eine der Eiachse entsprechende Linie durch den Pluteus gelegt, so geht sie einerseits durch den Urmund (After), andererseits durch die Mitte der Mundlappenkante. Diese beiden Endpunkte der idealen Keimachse sind in den Figuren durch Sterne bezeichnet; in ihnen müßten bei exakter Verteilung die Grenzlinien der drei Drittel zusammenstoßen.

An der Urmundseite trifft dies auch in der Tat zu. Wie einige in der Umgebung des Urmunds eingezeichnete Kerne lehren, haben wir es in dieser Larve gleichfalls mit drei sehr deutlich unterscheidbaren Kerngrößen zu tun. Das Drittel, das sich nach rechts oben erstreckt, hat sehr kleine Kerne, das nach rechts unten ausgehende sehr große, das dritte, welches sich links vom Urmund ausbreitet, hat Kerne von mittlerer Größe. Die Grenzen dieses letzteren Bereiches gehen vom Urmund ziemlich steil nach links oben und unten, dieses Drittel bildet dann, wie Fig. 111 lehrt, in der Hauptsache die linke Larvenseite mit Einschluß des



noch ganz kurzen linken Analarmes und eines schmalen Streifens vom Mundfeld. An der Mundlappenkante springt es am weitesten gegen die Medianebene vor, ohne sie jedoch zu erreichen. Das kleinkernige Drittel bildet den rechten oberen Teil der Hinterwand mit Einschluß des Scheitels und den größten Teil der linken Seiten- und der Vorderfläche, hier weit über die Medianebene nach links übergreifend. Das großkernige Drittel endlich erstreckt sich über den rechten unteren Teil der Hinterwand, es bildet den rechten Analarm mit einem kleinen Teil der rechten Seitenwand und den weitaus größten Teil des Mundfeldes. Der Punkt, an dem die drei Drittel auf der Vorderseite zusammentreffen, fällt nicht mit dem durch den Stern bezeichneten idealen Achsenpunkt zusammen, sondern ist etwas nach links oben verschoben.

Die nach dem Objekt angefertigten Zeichnungen, auf Grund deren die besprochenen Figuren entworfen worden sind, sind in Fig. 11 a—k wiedergegeben <sup>1)</sup>. Das Präparat ist, infolge des öfteren Drehens, im Bereich der Wimperschnur auf der rechten Seite und vorn geplatzt, so daß die Kerne hier zum Teil nicht richtig aneinander schließen. Fig. 11 a zeigt die Larve genau von vorn, c genau von hinten, d von rechts vorn, i gibt die Scheitelansicht, k die des Mundfeldes <sup>2)</sup>, in f ist bei der Ansicht von rechts die rechte Seite des Darmes dargestellt, in g bei gleicher Ansicht die linke Darmfläche. Es sei gleich hier bemerkt, daß der Darm, obgleich typisch dreigeteilt, auffallend klein ist und die Mundwand nicht erreicht. Auch von einer Mundbucht, die auf diesem Stadium längst angelegt sein sollte, ist nichts zu sehen.

Während die Grenze des kleinkernigen Bezirkes überall mit voller Sicherheit angegeben werden kann, heben sich die beiden anderen nicht an allen Stellen ganz klar voneinander ab. Es rührt dies daher, daß, wie die Vergleichung der in Fig. 11 h bei stärkerer Vergrößerung gezeichneten Kernkonturen lehrt, der Größenunterschied zwischen den Kernen dieser beiden Bezirke kein

---

1) Leider sind die Kerngrößen der Originalzeichnungen in den lithographischen Figuren nicht ganz genau reproduziert. Es scheint unmöglich zu sein, in Lithographie so exakt zu arbeiten, wie es in Fällen dieser Art zu wünschen wäre.

2) Bei der Vergleichung der beiden letztgenannten Ansichten erscheint der Kernkontrast ganz enorm. Es ist jedoch zu beachten, daß Mundfeld und Scheitel nicht direkt verglichen werden dürfen; die Kerne des Mundfeldes sind auch in allen normalen Larven erheblich größer als die der Scheitelregion.

so sehr beträchtlicher ist. Bei den nicht unerheblichen Größenvariationen speziell in dem großkernigen Bereich, Variationen, die zum Teil sicher darin ihren Grund haben, daß nicht wenige frisch geteilte Kerne vorhanden sind, ist es für manchen Kern unmöglich, zu sagen, ob er diesem oder jenem Bezirke zuzurechnen ist. Dabei ist auch zu beachten, daß sich bei den successiven Zellteilungen die Abkömmlinge benachbarter Zellen durcheinanderschieben können, so daß unter Umständen die Grenzlinie einen sehr unregelmäßigen Verlauf bekommt oder gar eine Zelle des einen Bezirks vollständig von solchen des anderen umschlossen wird. Ein sehr schönes Beispiel dieser Erscheinung bietet Fig. 11 d dar, an jener Stelle, wo die Wimperschnur von der linken Seite auf die Vorderfläche umbiegt. Da hier der großkernige und der kleinkernige Bereich aneinander stoßen, ist die Grenze mit der größten Sicherheit zu bestimmen. Man sieht nun, daß an diesem Punkt der kleinkernige Bereich nicht nur in scharfer Ausbuchtung weit nach unten ragt, sondern daß er überdies eine Zelle des großkernigen Bezirks einschließt.

Ähnliche Verzahnungen scheinen auch im Mundfeld an der Grenze des mittel- und großkernigen Bereichs vorzuliegen. So ist nach dem Größenverhältnis der beiden gegen die Mitte zu gelegenen sich teilenden Zellen in Fig. 11 k kaum zu bezweifeln, daß die näher an der Medianebene gelegene dem Bereich der mittleren Kerne, die andere dem der großen angehört.

Es mag nach dem Gesagten dahingestellt bleiben, ob die Grenze zwischen diesen beiden Bezirken wirklich genau so läuft, wie ich sie in den Figuren eingetragen habe. Sehr groß kann der Fehler aber jedenfalls nicht sein.

Daß auch am Darm die gleichen drei Drittel unterscheidbar sind, ist aus Fig. 11 f und g zu erschen. Die erstere Ansicht gibt die rechte Wand des Darmes wieder, welche oben und gegen die Scheitelspitze zu in allen drei Abschnitten kleinkernig ist, wogegen der untere Teil große Kerne aufweist. Fig. 11 g zeigt die linke Darmwand von innen; sie läßt, mit Ausnahme eines kleinen oberen Teils des zweiten Darmabschnitts, Kerne des mittleren Typus erkennen<sup>1)</sup>. Man sieht leicht, daß die Verteilung der drei Drittel im Darm genau mit der im Ektoderm korrespondiert.

---

1) Der Vorderdarm hat noch einen äußeren Ueberzug aus Zellen; er sieht an dem Dauerpräparat doppelwandig aus. Die Bedeutung dieses Zustandes ist mir unklar.

Zur Bilateralität der Larve haben unsere drei Bezirke anscheinend gar keine Beziehung; keine Grenzlinie trifft mit der Medianebene zusammen; kein Bezirk wird von ihr halbiert. Um so überraschender ist die fast vollkommene Symmetrie der Larve, besonders auch im Skelett, und die Art, wie ein Bereich in den anderen ohne Störung übergeht. Fig. 11 e illustriert diese letztere Erscheinung an dem optischen Schnitt der Wimperschnur, da, wo diese von der rechten Seite auf die Vorderwand übergeht und wo gerade der groß- und kleinkernige Bereich zusammentreffen<sup>1)</sup>.

Ein ähnlicher Fall, aber doch in verschiedener Hinsicht anders gelagert, ist der in Fig. 13 (Taf. III) dargestellte. Es handelt sich um einen durchaus normalen, vollkommen symmetrischen Pluteus von *Sphaerechinus* (Versuch No. 10). Hier sind nur zwei verschiedene Kerngrößen zu unterscheiden; ein — anscheinend abnorm ausgedehntes — Drittel hat kleine Kerne, die beiden anderen ununterscheidbar große. Das kleinkernige Drittel nimmt einen ähnlichen Bezirk ein, wie in unserem vorigen Objekt, nur liegt es auf der linken Seite der Larve und ist etwas mehr nach unten verschoben. So läßt es ein Stück des Scheitels und auch mehr von der Vorderfläche frei und greift dafür weiter auf den Analarm über, dessen äußere Fläche bis zur Spitze es bildet. In sehr typischer Weise schneidet es ungefähr an der vorderen Wimperschnurkante ab.

Die Grenze zwischen den beiden großkernigen Dritteln könnten wir uns hypothetisch in Anlehnung an das vorige Objekt eintragen; doch hat es gerade für die in Rede stehende Larve kaum einen Zweck, diese Linie zu konstruieren.

Eine zweite *Sphaerechinus*larve mit ganz ähnlichen Kernverhältnissen aus dem gleichen Versuch (No. 10) ist in Fig. 35 b—d (Taf. V) nach dem Leben, in Fig. 35 a nach dem konservierten und gefärbten Präparat gezeichnet. Sie wird uns wegen ihrer Asymmetrie unten noch näher beschäftigen. Auch hier ist ein Drittel kleinkernig, die beiden anderen sind ununterscheidbar großkernig. Aber die Verteilung ist eine etwas andere. Konstruieren wir uns nämlich nach ihrem mutmaßlichen Verlauf die Grenze der beiden großkernigen Drittel — es ist die graue Linie

---

1) Diese schon zweimal (26 und 27) reproduzierte Figur ist gezeichnet worden, ehe in dieser Gegend die Zerreißung der Wand eingetreten war.



in Fig. 35d — so ergibt sich, daß das kleinkernige und das eine großkernige Drittel sich in den Scheitel teilen, wobei allerdings der kleinkernige Bezirk ein wenig über die Medianebene nach links übergreift, während das dritte Drittel das Mundfeld und die nächst angrenzenden Teile der Vorder- und Hinterwand bildet.

Die gleiche Verteilung der drei Drittel bietet in noch exakterer Weise die in Fig. 15 (Taf. III) abgebildete, fast symmetrische *Strongylocentrotus*larve dar (Versuch No. 4). Hier lassen sich wieder alle drei Drittel nach ihrer Kerngröße unterscheiden, wenn auch der Kontrast lange nicht so groß ist, wie in den beiden zuerst beschriebenen Objekten. Zwei Drittel, mit den kleinsten und mittleren Kernen, teilen sich in den Scheitel und bilden die ganze Vorderwand bis ungefähr an die Kante des Mundlappens. Die linke, etwas kräftiger entwickelte Seite des Pluteus zeigt die kleineren Kerne; die Grenze fällt mit einer schwachen Kerbe im Mundlappen zusammen (Fig. 15c). Das dritte unpaare Drittel, welches die größten Kerne enthält, bildet die Analarme und den zwischen ihnen gelegenen Bereich der Hinterwand, sowie das ganze Mundfeld.

Ganz ebenso verhalten sich 2 Plutei von *Echinus* (Versuch No. 8). Der Scheitel und die Vorderwand weisen auf der einen Seite größere, auf der anderen kleinere Kerne auf; das dritte Drittel zeigt Kerngrößen wie das erstgenannte und ist daher von diesem nicht abzugrenzen.

Ein dritter Verteilungstypus endlich ist der, daß zwar, wie in den letztbeschriebenen Fällen, zwei Drittel sich annähernd symmetrisch an dem Aufbau des Larvenkörpers beteiligen, daß aber diese zwei paarigen Drittel nicht, wie dort, im Scheitel, sondern im Mundfeld zusammenstoßen, während das unpaare Drittel den Scheitel und die Vorderwand bildet. Von diesem Typus besitze ich 4 Larven. Eine davon, eine *Strongylocentrotus*larve aus dem Versuch No. 4, ist in Fig. 14 (Taf. III) abgebildet. Das Scheiteldrittel ist durch etwas kleinere Kerne von den beiden anderen unterscheidbar. Ganz die gleichen Verhältnisse, nur mit noch deutlicherem Kernkontrast, zeigt die in Fig. 22 (Taf. IV) dargestellte *Echinus*larve aus dem Versuch No. 8.

Eine dritte Larve dieses Typus ist in Fig. 20 (Taf. IV) abgebildet. Es ist ein *Strongylocentrotus*-Pluteus aus dem Versuch No. 2, wo wieder das Scheiteldrittel die kleinsten Kerne besitzt. In dieser Larve sind auch die beiden anderen Drittel, die sich annähernd



symmetrisch in den hinteren unteren Teil der Larve teilen, durch geringe Unterschiede der Kerngröße abgrenzbar.

Es ist auffallend, daß in allen bisher besprochenen Pluteus-larven dasjenige Drittel, das die kleinsten Kerne besitzt, möglichst am weitesten scheidelwärts liegt. Dies muß jedoch als Zufall bezeichnet werden. Eine Ausnahme von diesem Verhalten haben wir bereits in der p. 84 beschriebenen Gastrula kennen gelernt, wo der Bereich der größten und der der mittleren Kerne in der Medianebene der Scheitelseite zusammentreffen (vgl. Fig. XXXVIIIb). Einen zweiten Fall, bei dem ein kleinkerniges Drittel nicht am Scheitel angetroffen wird, liefert der in Fig. 12 (Taf. II) abgebildete *Strongylocentrotus-Pluteus* (Versuch No. 1). Die Larve ist von rechts dargestellt, jedoch so, daß man in der Verkürzung die Hinterwand mit dem After und das Mundfeld mit der Mundbucht überblickt. Es sind drei verschiedene Kerngrößen unterscheidbar, doch ist die Grenze zwischen den größten und den mittleren Kernen nicht überall anzugeben. Um so klarer hebt sich das kleinkernige Drittel heraus, welches die rechte untere Seite bildet. Es grenzt sich auf der Hinterwand und im Mundfeld ziemlich streng in der Medianebene von dem Bereich der mittleren Kerne ab. Das großkernige Drittel nimmt die Scheitelregion ein und erstreckt sich auf der Vorderseite bis an die Mundlappenkante.

---

Man wird vielleicht aus den mitgeteilten Befunden den Eindruck gewinnen, daß zwischen der dreistrahligen Furche eines Triastereies und der Larvensymmetrie gar keine Beziehung bestehe und daß es nur Zufall sei, wenn in manchen Fällen die Grenzlinie zweier Drittel in die Medianebene fällt und damit das dritte Drittel von ihr halbiert wird. Doch lassen die von mir beobachteten Fälle eine andere Auffassung wenigstens nicht unmöglich erscheinen, wie dies an der Hand von Fig. XL erläutert sein mag. Es scheint mir nämlich, daß alle Verteilungstypen sich auf zwei Stellungen des Triasters in Bezug auf die Medianebene zurückführen lassen. Denken wir uns im Ei die Medianebene provisorisch — und also nicht unabänderlich — vorausbestimmt, so liegen, nach den oben mitgeteilten Erfahrungen über das Zusammentreffen der normalen ersten Furche mit der Medianebene, die zwei Pole des monospermen Eies zu dieser präformierten Medianebene symmetrisch (Fig. XLa). Dies würde aber heißen, daß diese hypothetische Eistruktur im nichtdeformierten Ei den Zentren ihre Stellung anweist. Treten nun drei Zentren auf, denen das

Bestreben innewohnt, sich erstens in der karyokinetischen Ebene und zweitens ungefähr äquidistant und in gleichem Abstand von der Eioberfläche aufzustellen, so sind zwei zu unserer präformierten Medianebene symmetrische Anordnungen möglich, wie dies durch Fig. XL b und c illustriert wird. Die Stellung c entspricht ja

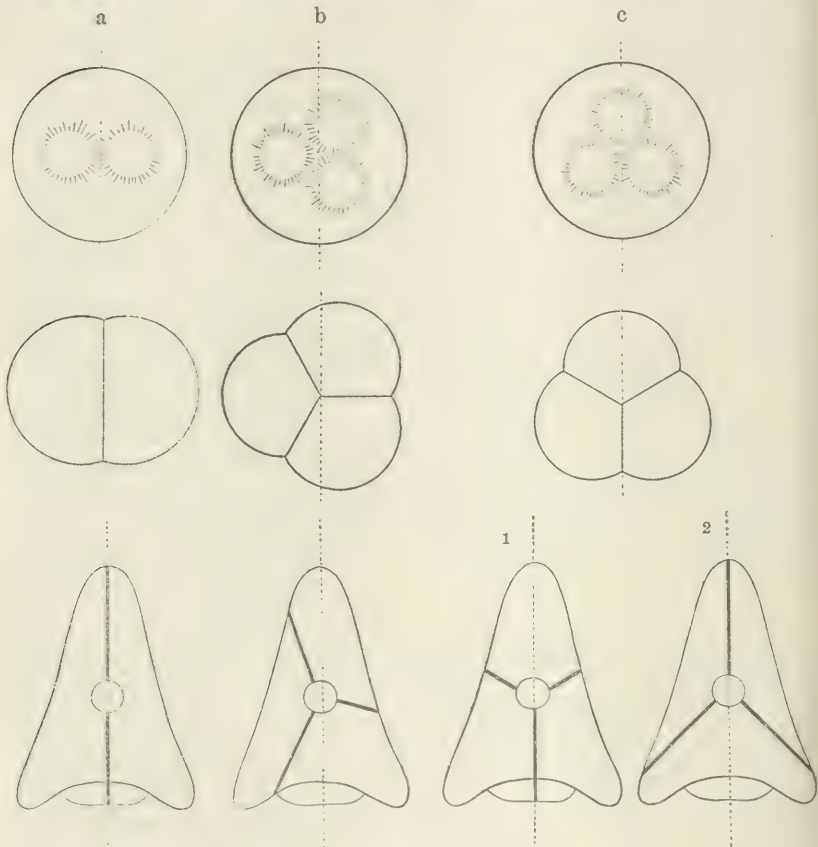


Fig. XL.

dem Symmetriepostulat insofern besser, als sie der späteren Bilateralität der Larve gerecht wird. Allein wenn wir uns die durch die präformierte Medianebene geschiedenen Eihälften nicht spiegelbildlich gleich, sondern kongruent denken, das Ei also zweistrahlig, wofür in der Tat gewisse Anhaltspunkte vorliegen<sup>1)</sup>, so ist auch die Stellung b eine Gleichgewichtsstellung, die sogar in-

1) Ich werde an anderer Stelle auf diese Fragen zurückkommen.

sofern noch mehr mit der normalen Stellung der zweipoligen Figur harmoniert, als kein Pol in die Medianebene selbst fällt.

In der zweiten Reihe ist die den einzelnen Zentrenstellungen entsprechende Teilung des Eies in Rücksicht auf die hypothetische Medianebene dargestellt, in der dritten Reihe endlich das hieraus resultierende Verhältnis der primären Blastomeren zur Symmetrie des Pluteus. Aus der Zentrenstellung b leitet sich nur ein Verteilungstypus der drei Drittel ab, der allerdings in zwei symmetrischen Modifikationen vorkommen kann; die Zentrenstellung c dagegen kann, wie in der Figur dargestellt, zwei verschiedene Typen ( $c_1$  und  $c_2$ ) zur Folge haben.

Alle beschriebenen Larven nun lassen sich ohne Schwierigkeit auf einen dieser drei Typen zurückführen, wie sich aus der Vergleichung der Schemata mit den naturgetreuen Bildern ohne weiteres ergibt. So folgen die in Fig. 11 (Taf. II) und 25 a (Taf. IV) abgebildeten Plutei dem Typus b, die Gastrula der Fig. XXXVIII (p. 85) und der Pluteus Fig. 15 (Taf. III) dem Typus  $c_2$ , die Plutei der Fig. 20 und 22 (Taf. IV) dem Typus  $c_1$ . Auch die übrigen abgebildeten Fälle und alle, die ich sonst gesehen habe, lassen sich ohne Zwang unter diese drei Typen einreihen. Daß die Grenzen der drei Drittel häufig nicht genau den Linien des Schemas entsprechen, rührt zu einem kleinen Teil jedenfalls von den oben schon erwähnten, während der Entwicklung stattfindenden Zellenverschiebungen her. Für diejenigen Fälle aber, bei denen die Abweichungen beträchtlicher sind, ist zu beachten, daß die 3 primären Blastomeren eines Dreiers sehr häufig nicht genau gleich groß sind, und daß man, wenn man größere Mengen dieser Objekte isolieren will, auf solche mit geringen Ungleichheiten der  $\frac{1}{3}$ -Blastomeren nicht verzichten kann.

Wenn aber auch durch diese Betrachtungen die Möglichkeit aufgezeigt ist, daß in diesen auf den ersten Blick so ganz regellos erscheinenden Verhältnissen eine gewisse Gesetzmäßigkeit bestehen könnte, so ist doch hinzuzufügen, daß es sich in dem Gesagten nur um eine Vermutung handelt, die erst in Verbindung mit anderen Tatsachen vielleicht eine festere Begründung wird erhalten können.

### III. Ueber die Anordnung des Mesenchyms in den Dreierlarven.

Im vorigen Abschnitt haben wir das Postulat aufgestellt, daß sich das primäre Mesenchym der normalen Dreierlarven annähernd gleichmäßig aus Abkömmlingen der 3 primären Blastomeren zu-

sammensetzt. Auch diese Forderung kann durch Untersuchung der Kerngrößen geprüft werden. In der Tat läßt sich leicht feststellen, daß in Larven, deren Keimblätter Bezirke verschiedener Kerngröße aufweisen, auch Mesenchymzellen mit entsprechend verschiedenen Kernen gefunden werden (vgl. Fig. XXXVIII a links, p. 85).

Hier tritt nun aber noch eine neue Frage auf. Die Zellen der embryonalen Epithelien bleiben im wesentlichen so, wie sie successive durch Teilung entstehen, nebeneinander liegen und so formieren die Descendenten jeder primären Blastomere einen zusammenhängenden Bezirk. Anders liegen die Verhältnisse beim primären Mesenchym. Seine Zellen wandern in die Blastulahöhle ein und sind hier zunächst zu einem ziemlich regellosen Klumpen angehäuft, aus dem sich allmählich der charakteristische Mesenchymring mit seinen zwei symmetrischen Dreiecken, den Bildungsstätten der beiden Skelett-Dreistrahler, differenziert. Die Ebene dieses Mesenchymkranzes steht auf der Gastrulaachse annähernd senkrecht. Teilen wir sonach den Keim in seine den 3 primären Blastomeren entsprechenden Drittel ein, so zerlegen wir damit den Mesenchymring in 3 Teile, deren jeder in einem dieser Drittel seine Lage hat. Es erhebt sich die Frage: ordnen sich die Mesenchymzellen so an, daß in jedes Larvendrittel nur solche Zellen geraten, die aus der Urblastomere dieses Drittels stammen, oder werden die Mesenchymzellen wahllos verteilt?

Dieses Verhältnis läßt sich am besten am frischen Objekt untersuchen, weil sich hier der Mesenchymring besonders klar darstellt. Wenn wir auch im Leben die Kerne nicht erkennen können, so haben wir doch an den rundlichen, sich rings scharf abhebenden Mesenchymzellen ein für unsere Frage ebenso gutes Kriterium: das ist die Zellgröße. Denn es ist, wie im vorigen Heft nachgewiesen werden konnte, das Volumen einer Larvenzelle der in ihr enthaltenen Chromosomenzahl direkt proportional. Wie sicher dieses Kennzeichen ist, geht daraus hervor, daß ich bei einigen normal gebildeten Dreierlarven, an denen ich im frischen Zustand die Größe der Mesenchymzellen als gleich oder verschieden festgestellt hatte, stets dann am gefärbten Präparat im ersteren Falle gleiche, im letzteren verschiedene Kerngrößen nachweisen konnte.

Eines dieser Objekte ist das in Fig. XXXVIII (p. 85) abgebildete. Die Mesenchymzellen sind nach dem frischen Objekt (nach Formolzusatz) gezeichnet. Sofort fallen verschiedene Größen



auf, und zwar lassen sich ziemlich deutlich drei Abstufungen erkennen: ganz große, mittlere und kleine. In der Tat haben wir es in dieser Larve, wie oben schon beschrieben, mit drei deutlich unterscheidbaren Kerngrößen zu tun. Ich habe nun in Fig. XXXVIII b nach dem gefärbten Präparat die ungefähren Grenzen der drei Larvendrittel eingetragen. Man sieht, daß in jedem Drittel Mesenchymzellen von allen Größen vorkommen. Allerdings ist zu bemerken, daß in dem großkernigen Bezirk die meisten der ganz großen Mesenchymzellen angetroffen werden, in dem Bereich der mittleren Kerne die meisten der mittelgroßen; aber Ausnahmen sind häufig, und besonders die ganz kleinen Zellen, die aus dem unteren Drittel stammen müssen, sind überall verstreut. Schon die Tatsache, daß unsere Larve in diesem Drittel nur sehr wenige Mesenchymzellen enthält im Vergleich zu den beiden anderen, beweist, daß bei der Anordnung des Mesenchyms die in gleicher Kernsubstanz begründete Familienzusammengehörigkeit der Zellen keine Rolle spielt, sondern daß die Zellen in dem seiner Form nach gesetzmäßigen Ring ganz zufällig verteilt werden. Natürlich wird dabei jedes Larvendrittel am meisten Aussicht haben, diejenigen Zellen an sich zu ziehen, die in ihm entstanden sind und von Anfang an in seiner Nähe liegen.

Was hier für das Stadium der jungen Gastrula festgestellt worden ist, läßt sich ebenso in späteren Stadien konstatieren. In Fig. 11 b (Taf. II) ist ein optischer Querschnitt durch den Scheitel des oben ausführlich besprochenen *Strongylocentrotus-Pluteus* abgebildet. Man sieht, daß in dem Bereich des kleinkernigen Larvendrittels neben kleinkernigen auch großkernige Mesenchymzellen vorhanden sind.

Ganz das Gleiche wie für das primäre Mesenchym gilt auch für das sekundäre. Das sekundäre Mesenchym wandert bekanntlich aus dem blinden Ende des Urdarms aus und auch an seiner Bildung sind alle drei Larvendrittel beteiligt, wenn auch nicht so exakt, wie beim primären (vgl. Fig. XXXVIII a). Die Zellen verteilen sich später überall in der primären Leibeshöhle und gewinnen als Chromatophoren eine in den normalen Larven sehr typische und symmetrische Anordnung<sup>1)</sup>. Wir werden später Belege dafür kennen lernen, daß auch bei dieser Anordnung keine

---

1) Einiges Nähere hierüber findet sich in meinem Aufsatz: Ueber den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden (23).

spezifische Attraktion je eines Larvendrittels auf die Chromatophoren gleicher Abkunft besteht.

Noch ein Punkt ist nun hier zu betrachten, das ist die Zahl der primären Mesenchymzellen in den Dreierlarven. Wie die Zellenzahl überhaupt, ist ja auch die der primären Mesenchymzellen eine Funktion des Chromatingehalts. Die Zahl der Zellen in einem bestimmten Larvenbezirk ist umgekehrt proportional der in den Zellen enthaltenen Chromosomenzahl. Es tritt die Frage auf: haben wir auf Grund dieser Konstatierung in den Dreierlarven die typische oder eine abweichende Mesenchymzellenzahl zu erwarten?

Wenn die Chromosomen in einem dispermen Triaster-Ei quantitativ gleichmäßig verteilt werden, so erhält, wie oben (p. 35) dargelegt worden ist, jede Zelle die Normalzahl von Chromosomen. Danach müßte in einem solchen Fall — immer natürlich unter der Voraussetzung, daß das in Rede stehende Ei sich normal entwickelt — die typische Mesenchymzellenzahl auftreten. Entstehen dagegen drei Drittel mit verschiedener Kerngröße, so liegen die Verhältnisse etwas komplizierter. Ein Drittel z. B., das nur die halbe Normalzahl von Chromosomen besitzt, muß doppelt so viele Mesenchymzellen liefern als ein solches mit der normalen Zahl. Allein eine einfache Ueberlegung ergibt, daß die Gesamtzahl der Mesenchymzellen bei allen nur denkbaren Verteilungsarten der Chromosomen doch ungefähr die gleiche sein muß. Denn wenn ein Larvendrittel abnorm wenig Chromosomen bekommt, so erhält ein anderes entsprechend mehr als normal und bildet dann auch ganz entsprechend weniger Mesenchymzellen; und dieses Mehr hier und Weniger dort muß sich so ausgleichen, daß stets die typische Gesamtzahl herauskommt.

Ich habe diese Frage an 3 Dreiergastrulae von *Echinus* (Versuch No. 12), die einen regulären Mesenchymkranz darboten, geprüft, und dabei schien es zunächst, als solle sich unsere Erwartung nicht bestätigen. Während nämlich die typische Mesenchymzellenzahl von *Echinus* nach DRIESCH 50–60 beträgt, zeigten meine 3 Larven die Zahlen 65, 87 und 94. Die Gastrula mit 94 Mesenchymzellen ist die in Fig. XXXVIII abgebildete. Ich konnte mir diese abnorm hohen Zahlen gar nicht erklären, bis die Untersuchung der normalen Kontrollzucht ergab, daß hier ganz ähnliche Zahlen vorkommen. Neben annähernd typischen Zahlen wie 58 und 63 wurden Fälle mit 81 und 91 Mesenchymzellen beobachtet. Danach dürfte also die postulierte Uebereinstimmung

zwischen Normallarven und dispermen Dreierlarven in genügender Weise nachgewiesen sein.

Endlich ist hier noch zu untersuchen, ob in Larven mit quantitativ ungleicher Chromatinverteilung das Zahlenverhältnis, in dem die Mesenchymzellen verschiedener Größe vorkommen, das zu erwartende ist. Zu dieser Prüfung benützte ich die besonders günstige Larve der Fig. XXXVIII mit ihren drei verschiedenen Kerngrößen. Unter den 94 Zellen des primären Mesenchyms habe ich 19 große, 33 mittlere und 42 kleine gezählt. Da es bei einigen dieser Zellen kaum zu entscheiden ist, ob sie der einen oder anderen Kategorie zugehören, kann dieses Resultat keine große Genauigkeit beanspruchen. Doch dürfte dieselbe genügen, um unser Postulat zu bestätigen, daß, je größer in einem Larvendrittel die Kerne sind, um so weniger und entsprechend größere Mesenchymzellen von ihm gebildet werden.

#### IV. Die Kerngrößen in den einzelnen Dritteln normaler Dreierlarven.

Von größter Wichtigkeit für unsere Schlußfolgerungen sind die relativen Größen der Kerne in den drei Larvendritteln. Im Kapitel D (p. 35 ff.) ist ausführlich dargelegt worden, wie wir aus den Kerngrößen eines dispermen Dreierpluteus ziemlich genaue Rückschlüsse machen können auf das Verhältnis der Chromosomenzahlen in den 3 primären Blastomeren und, da uns die Gesamtzahl aller dieser Chromosomen als 108 — bei 18 im einzelnen Vorkern — bekannt ist, auch auf die absolute Zahl von Chromosomen, die in jeder dieser 3 Zellen vorhanden war. Aus diesen Zahlen aber läßt sich endlich, wie oben an einem Beispiel gezeigt worden ist, auch noch die Chromosomenzahl in den Aequatorialplatten des Triasters berechnen.

Unter 49 Pluteuslarven, die ich auf diese Verhältnisse geprüft habe, waren 20, deren Kerne verschiedene Größen darboten, bei den übrigen 29 zeigten sich die Kerne gleich. Diese letzteren müssen also aus Eiern stammen, bei deren Teilung jede  $\frac{1}{3}$ -Blastomere genau oder annähernd die Zahl von 36 Chromosomen, d. i. die Normalzahl, erhalten hatte. Es ist zu betonen, daß bei der Variabilität in der Größe von Kernen gleichen Chromatingehalts die Messungen nicht so exakt sein können, um das Verhältnis auf einige Chromosomen genau zu bestimmen; es kann also nur annähernde Gleichheit behauptet werden.

Doch ist es ziemlich wahrscheinlich, daß wir es in manchen dieser Fälle und gerade in solchen, wo der Pluteus völlig normal



beschaffen ist, mit einer ganz bestimmten gleichmäßigen Chromosomenverteilung zu tun haben. Für eine solche bestehen zwei Möglichkeiten. Erstens könnten zwischen je zwei Pole des Triasters genau die Elemente eines der 3 Vorkerne gelangt sein, eine Anordnung, die auf die in Fig. XLI skizzierte Konstellation zurückginge. Daß eine solche Position zu stande kommen kann, ist durchaus nicht unwahrscheinlich. Derjenige Spermakern, dessen Zentrum sich nicht teilt, bleibt nämlich nicht selten vom Eikern unabhängig (Fig. XLII). Nun habe ich andererseits schon früher mitgeteilt (11, p. 33), daß ich in verschiedenen Kulturen von *Echinus* in einem geringen Prozentsatz normal befruchtete Eier gefunden habe, in denen der hier einzige Spermakern nicht mit dem Eikern verschmolzen war, sondern sich selbständig zur Teilung vorbereitete. Ich gebe in Fig. XLIII eine schematische Kopie eines a. a. O. in Fig. 54 dargestellten solchen Falles.



Fig. XLI.

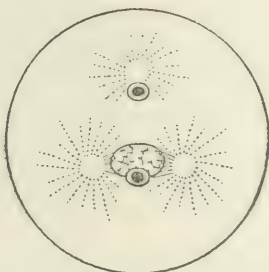


Fig. XLII.

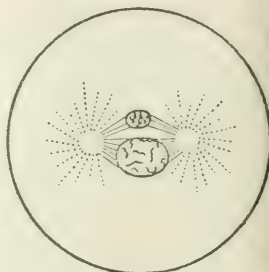


Fig. XLIII.

Denkt man sich nun diesen Zustand noch mit einem Sperma-monaster kombiniert, so erscheint es sehr leicht möglich, daß je zwei Pole die Elemente eines dieser 3 Kerne zwischen sich nehmen (Fig. XLI). Dann erhält jede Blastomere die Normalzahl von Chromosomen, in jedem Kern ist die ganze Serie zweimal vertreten. Nur die Kombinationen sind verschieden; die eine Blastomere besitzt die Elemente des Eikerns und des einen Spermakerns, die zweite die des Eikerns und des zweiten Spermakerns, die dritte die der beiden Spermakerne.

Die zweite Konstellation, die hier in Betracht kommt, ist die im Kapitel C (p. 24) als *Amphiaster-Monaster-Typus* beschriebene, d. h. der Fall, daß der eine Spermakern mit dem Eikern verschmilzt, der andere samt seinem ungeteilten Zentrum dauernd selbständig bleibt und daß nun ein *Amphiaster* mit dem normalen Chromatinbestand und ein *Monaster* mit den Elementen des iso-



lierten Spermakerns entsteht. Teilt sich ein solches Ei simultan in 3 Zellen, so erhalten 2 davon völlig normale Tochterkerne, die dritte, die den Monaster übernimmt, bekommt nur väterliche Elemente. Da diese sich aber während des Monasterzustandes regulär zweiteilen und die Tochterelemente alle wieder in einem Kern vereinigt werden, so besitzt auch diese Blastomere die Normalzahl von Chromosomen, und so müssen alle Larvenkerne gleich groß werden. Nachdem wir wissen, daß aus Eiern mit bloßem Spermakern typische Plutei entstehen, dürfen wir die beiden geschilderten Verteilungsmodi als (nahezu) normal bezeichnen.

Daß Anordnungen, wie die zuletzt betrachtete, in geschüttelten dispermen Eiern wirklich vorkommen, habe ich mehrfach an konservierten Präparaten gesehen, und einen solchen Fall vermochte ich auch im Leben zu verfolgen (Fig. XLIV a). Allein gerade

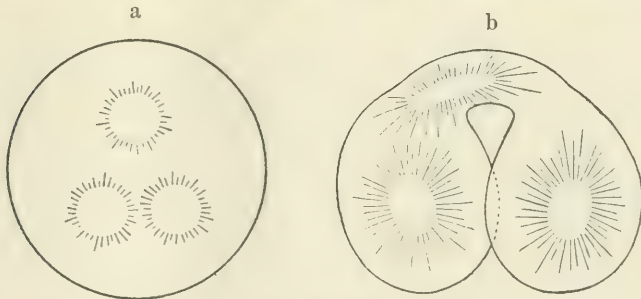


Fig. XLIV.

dieser zeigte eine Weiterentwicklung, welche das Günstige seiner Chromosomenanordnung größtenteils wieder zu nichte machte. Es trat nämlich zwischen den nicht durch Chromosomen verbundenen Polen keine Protoplasmadurchschnürung ein, sondern nur zwischen den beiden verbundenen, und so vermochte sich dieses Ei, wie Fig. XLIV b lehrt, in der ersten Teilungsperiode überhaupt gar nicht durchzuschnüren, sondern ergab zwei durch einen Stiel verbundene Protoplasmaanschwellungen; die Monastersphäre wurde in den Stiel gepreßt. Erst beim nächsten Teilungsschritt schnürte sich von den beiden Anschwellungen je eine Zelle mit bekanntem und zwar normalem Chromatinbestand ab, wogegen das Schicksal des übrigen Teiles nicht genau festzustellen war. Immerhin war der Keim so weit normal, daß er sich zu einer Gastrula mit Skelettanlagen zu entwickeln vermochte.

Seit wir durch E. B. WILSON (130) und TEICHMANN (123) wissen, daß auch zwischen nicht verbundenen Polen Plasmadurchschnürung eintreten kann, werden wir annehmen dürfen, daß die in Rede stehende, offenbar nicht seltene Konstellation unter Umständen zu simultaner Dreiteilung führen kann, und daß sich auch unter den von mir als dreigeteilt isolierten Eiern solche Objekte befunden haben, deren Chromatinbestand nach dem oben Gesagten fast normal wäre.

Ich werde unten eine Anzahl Larven beschreiben, für welche diese Ableitung nahezu sicher ist.

Es ist endlich zu bemerken, daß natürlich auch dann, wenn alle Chromosomen in einem einheitlichen ersten Furchungskern gemischt waren, Konfigurationen im Triaster möglich sind, welche allen 3 Zellen annähernd gleiche Zahlen von Chromosomen vermitteln.

---

Wenden wir uns nun zu den Plutei mit Bezirken verschiedener Kerngröße, so gehen wir am besten von dem oben eingehend analysierten, in Fig. 11 (Taf. II) abgebildeten Strongylocentrotus-Pluteus aus, der drei verschiedene Kerngrößen darbietet. Ich habe in Fig. 11h aus jedem Bezirk eine Anzahl von Kernen aus vergleichbaren Regionen des Ektoderms bei gleicher Vergrößerung wiedergegeben. Eine Messung der Kerndurchmesser ergab im Mittel die Zahlen 4, 5,5 und 7. Danach verhalten sich die Kernoberflächen und somit die Chromosomenzahlen ungefähr wie 16 : 30 : 49, d. i. aber ziemlich genau wie 1 : 2 : 3. Da nun die Summe der Chromosomen dreier solcher Kerne 108 beträgt, so ergeben sich daraus für die einzelnen Kerne die Chromosomenzahlen 18, 36 und 54. Diese Berechnung harmoniert auch mit sonstigen Befunden. Die Kerne monokaryotischer Strongylocentrotuslarven, also Kerne mit 18 Chromosomen, stimmen mit den kleinen Kernen unseres Pluteus, die Kerne amphikaryotischer mit den mittleren unserer Larve sehr genau überein.

Das konstatierte Zahlenverhältnis läßt uns nun mit großer Wahrscheinlichkeit angeben, wie die Chromosomen in der trizentrischen Figur des Eies verteilt waren. Sind die Zahlen der drei primären Blastomeren wirklich genau 18, 36 und 54, so können ihre Kerne nur aus der in Fig. XLV skizzierten Anordnung hervorgegangen sein, d. h. es waren zwischen den drei Polen nur zwei Spindeln entwickelt, die eine mit 18, die andere mit 36 Chromosomen. Dies aber wäre eine Anordnung, welche die stärksten

Indizien für eine ganz bestimmte Konstitution der beiden Aequatorialplatten darböte, daß nämlich die eine Spindel die Elemente eines normalen ersten Furchungskerns, die andere die des zweiten Spermakerns enthält. Daß eine solche Kombination einer amphikaryotischen mit einer Spermaspindel vorkommt, habe ich in der Tat beobachten können. In einer konservierten Serie, welche viele Dreier enthielt, habe ich das in Fig. XLVI wiedergegebene Ei gefunden. Man sieht zwei in einem Pol zusammenstoßende, ungefähr rechtwinklig zueinander gestellte Spindeln, von denen sich die eine nach ihrer Chromatinanordnung als Spermaspindel zu erkennen gibt, während die andere ungefähr doppelt so viel Chromatin aufweist und also jedenfalls die Elemente des Eikerns und des anderen Spermakerns enthält.



Fig. XLV.



Fig. XLVI.

Wenn diese Ableitung der Kernverhältnisse unserer Larve richtig ist, so wäre damit ihre normale Entwicklung nach unserer Theorie selbstverständlich. Jeder Kern der Larve enthält dann sämtliche Chromosomenarten, der kleine in einfacher, der mittlere in doppelter, der große in dreifacher Anzahl.

Die Kerngrößen in dem *Strongylocentrotus*-Pluteus der Fig. 12 (Taf. II) scheinen die nämlichen zu sein, wie die des eben besprochenen; für ihn würde also das Gesagte ebenfalls gelten.

Auch hier ist wieder zu betonen, daß sich natürlich auch aus einem Kern, in welchem die Chromosomen des Eikerns und der beiden Spermakerne gemischt worden sind, jene Chromosomenanordnung, die wir nach den Kerngrößen der Larve verlangen müssen, ableiten läßt. Doch ist es unwahrscheinlich, daß in einem Fall, wo die drei Zentren sich um einen einheitlichen ersten

Furchungskern gruppieren, zwischen zwei Pole gar keine Chromosomen geraten sollten.

Betrachten wir nun die Kerne des in Fig. 13 (Taf. III) abgebildeten Sphaerechinuspluteus, bei dem wir nur zwei Größen unterscheiden können, ein kleinkerniges Drittel und zwei großkernige, so verhalten sich die Oberflächen der etwas variablen Kerne, wenn wir die kleineren hier und dort vergleichen, wie 12 : 28, bei den größeren wie 14 : 33, und ebenso müssen sich nach dem Satz von der Proportion zwischen Chromosomenzahl und Kernoberfläche die Chromosomenzahlen der 3 primären Blastomeren verhalten,

$$\begin{aligned} &\text{also wie } 12 : 28 : 28 \\ &\text{oder wie } 14 : 33 : 33. \end{aligned}$$

Rechnen wir dies auf 108 Chromosomen um, so erhalten wir die Proportionen:

$$68 (12 + 28 + 28) : 108 = 12 : x = 28 : y$$

und

$$80 (14 + 33 + 33) : 108 = 14 : x = 33 : y$$

Aus der ersten Proportion berechnet sich x auf ungefähr 19, y auf 44,5, aus der zweiten fast ebenso.

Da wir mit der Zahl 19 aufs nächste an die Zahl 18 des einzelnen Monokaryon herankommen und unsere Berechnungen ja bei ihrer geringen Genauigkeit einen nicht unbeträchtlichen Spielraum lassen, so daß nichts im Wege steht, für die kleinen Kerne in der Tat die Zahl 18 anzunehmen, sei auf dieser Basis betrachtet, wie sich die Verhältnisse in dem Triaster des Eies gestaltet haben können. Die in Fig. XLVIIa gezeichnete Konfiguration würde

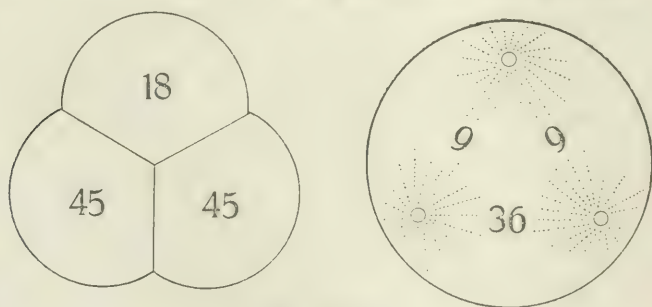


Fig. XLVII.

unserem Zahlenverhältnis genügen. Eine derartige Chromosomenanordnung würde aber wieder auf sehr regelmäßige Verteilung der Vorkerne hinweisen. Unsere Konstellation könnte nämlich



dadurch sehr einfach erreicht werden, daß zwischen die beiden unteren Pole ein normaler erster Furchungskern gerät, der 36 Chromosomen liefert, und daß die 18 Chromosomen des selbständigen Spermakerns einerseits alle mit dem oberen Zentrum sich verbinden, andererseits aber zu ungefähr 9 und 9 mit je einem der unteren Pole in Verbindung treten (Fig. XLVIIb). Die schon oben mehrfach herangezogene Konfiguration mit dem zunächst selbständig bleibenden zweiten Spermakern könnte auch zu dieser Verbindung der drei Zentren sehr leicht Veranlassung geben.

Die obere Blastomere würde dann ein vollständiges Monokaryon, die beiden unteren je ein Amphikaryon, dazu aber jede noch ungefähr 9 von den Chromosomen jenes Monokaryon erhalten. Es wären also, nach unseren Annahmen, in jedem der großen Kerne ungefähr die Hälfte der Qualitäten zweimal, die andere Hälfte dreimal vertreten. Die völlige Normalität unserer Larve aber würde beweisen, daß ein solches verschiedenfaches Vorhandensein der einzelnen Repräsentanten nicht schädlich ist.

Gerade dieses Schlusses wegen ist uns das in Rede stehende Objekt von besonderer Wichtigkeit, und es ist nun noch weiter zu bemerken, daß auch, wenn die angenommene Art der Chromosomenverteilung nicht das Richtige treffen sollte, doch unter allen Umständen in den großen Kernen die einzelnen Chromosomenarten in verschiedener Anzahl vorhanden sein müssen, indem eben eine Zahl von 45 Chromosomen bei 18 verschiedenen Qualitäten nichts anderes zuläßt. Wollte man aber endlich annehmen, daß unsere Zahlenberechnung aus den Kerngrößen nicht richtig sei, daß etwa in den kleinen Kernen mehr als 18, in den großen weniger als 45 enthalten seien, so würden wir, da die Zahl 36 für alle Kerne anzunehmen unmöglich ist, nur gezwungen sein, für alle drei Kerne neben einfach vertretenen zwei- oder dreifach vertretene Chromosomenarten anzunehmen. Und eine ganz besondere Regellosigkeit in dieser Beziehung müßte dann erwartet werden, wenn sich etwa der Triaster aus einem einheitlichen ersten Furchungskern entwickelt haben sollte.

Wir können also — immer unter der Voraussetzung der Richtigkeit unserer Grundannahmen — aus Fällen dieser Art den Satz ableiten, daß verschiedenfaches Vorhandensein einzelner Chromosomenarten im gleichen Kern mit normaler Entwicklung vollkommen verträglich ist.

In der zweiten oben beschriebenen und in Fig. 35 (Taf. V) abgebildeten Sphaerechinuslarve haben wir die gleichen Kerndimensionen, wie in dem eben besprochenen Pluteus, was wieder dafür spricht, daß die Kerne des kleinkernigen Drittels 18, die der beiden anderen etwa 45 Chromosomen enthalten.

Diesen Fällen mit so ungemein starken Kerndifferenzen stehen nun andere gegenüber, bei denen die Unterschiede viel geringer sind. Zwei Objekte seien angeführt, zunächst eines, wo sich wieder drei verschiedene Kerngrößen unterscheiden lassen. Es ist die oben schon wegen der sehr regelmäßigen Verteilung der drei Drittel erwähnte, in Fig. 15a (Taf. III) abgebildete Larve von Strongylocentrotus. In Fig. 15b sind optische Schnitte der linken und rechten Scheitelfwand gezeichnet, mit je 4 Kernen, welche den typischen Größenunterschied zeigen, sowie einige Kerne des dritten Drittels, welches das Mundfeld und den unteren Teil der Hinterwand bildet, aus welchem letzterem Bereich die gezeichneten Kerne entnommen sind. Die Kernoberflächen der drei Drittel verhalten sich ungefähr wie  $2 : 2,5 : 3$ , die Chromosomenzahlen müssen sich also, bei der Gesamtzahl 108, auf etwa 29, 36 und 43 belaufen (Fig. XLVIIIa). Daraus würden sich die Zahlen in den Aequatorialplatten des Triasters als 11, 18 und 25 ergeben (Fig. XLVIIIb). Es ist kaum nötig, zu bemerken, daß bei diesen

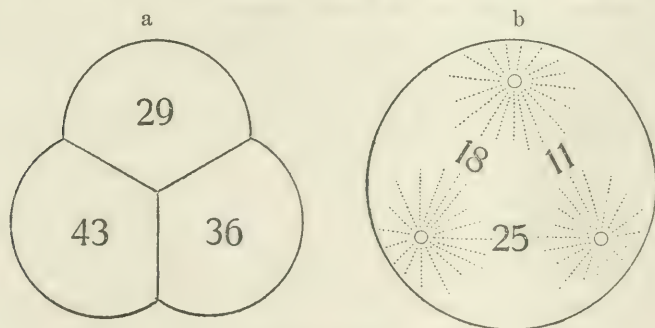


Fig. XLVIII.

geringen Kerndifferenzen die berechneten Zahlen noch weniger Anspruch auf Genauigkeit machen können, als bei den oben betrachteten starken Unterschieden.

In einem anderen Pluteus der gleichen Zucht (Fig. 14, Taf. III), wo das Scheiteldrittel kleinkernig, die beiden anderen annähernd gleichmäßig großkernig gefunden wurden, berechnen sich die Chromosomenzahlen aus der relativen Kerngröße auf etwa 28, 40,

40 (Fig. XLIX a). Die Konstitution des Triasters muß danach ungefähr die von Fig. XLIX b gewesen sein. Hier, wie in vielen ähnlichen Fällen, welche für die Äquatorialplatten des Triasters Zahlen verlangen, die erheblich von den Normalzahlen 18 und 36 abweichen, muß wohl ein einheitlicher erster Furchungskern vorhanden gewesen sein, aus dem die Chromosomen nach Zufall zwischen die drei Pole verteilt worden sind.

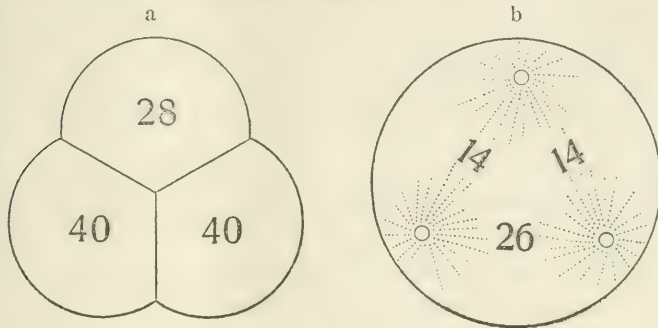


Fig. XLIX.

Aus den betrachteten Tatsachen leitet sich noch viel klarer als aus den Zerlegungsversuchen das für unser Problem bedeutungsvolle Resultat ab, daß die verschiedene quantitative Verteilung der Chromosomen, wie sie im dispermen dreiteiligen Ei vorkommen kann, innerhalb der sehr weiten von uns festgestellten Grenzen für die Entwicklung ohne Schaden ist.

### V. Die Asymmetrie der Dreierplutei.

Die auffallendste Eigenschaft der normal entwickelten Dreierplutei ist die, daß sie fast alle asymmetrisch sind. Schon oben sind die Zahlen angeführt worden. Unter 58 Exemplaren, welche völlig gesund waren, fand ich nur 4 genau symmetrische, die übrigen 52 waren mehr oder weniger asymmetrisch. In den Figuren der Tafel IV ist aus der mir vorliegenden Fülle eine kleine Auswahl wiedergegeben, welche eine Vorstellung von der Art dieser Asymmetrie geben kann. Ganz ähnlich nun wie oben bei der Konstatierung der Verschiedenwertigkeit der Blastomeren, bestehen auch hier zunächst verschiedene Möglichkeiten, die Erscheinung zu erklären. Wir können fragen: Ist das Protoplasma schuld an der Asymmetrie, oder sind es die Centrosomen, oder die Kerne?



Da ist nun vor allem darauf hinzuweisen, daß Symmetriestörungen unter Umständen auch bei Larven aus monosperm befruchteten Eiern vorkommen, und daß wir auch eine Ursache kennen, wodurch sie entstehen können, nämlich Protoplasmaverlagerungen, wie sie z. B. heftiges Schütteln im Gefolge hat. Eier, welche durch Schütteln deformiert worden sind, geben häufig asymmetrisch entwickelte Plutei; Larven aus Fragmenten, durch Schütteln gewonnen, zeigen das Gleiche. Hierüber habe ich früher (14) einiges mitgeteilt und durch Abbildungen illustriert. Auch isolierte Blastomeren, wenn sie durch Anwendung einer gewissen Gewalt voneinander gelöst worden sind, entwickeln sich nicht selten asymmetrisch.

Wir sind jedoch kaum in der Lage, zur Erklärung der merkwürdigen Asymmetrie der meisten Dreierplutei dieses Moment heranzuziehen. Zwar sind die Eier zum Zweck der Erzeugung des Triasters einer kurzen Schüttelprozedur unterworfen worden. Allein die normal befruchteten Eier aus diesem Material lehren, daß dieses kurze Schütteln nach der Befruchtung Symmetriestörungen nicht zur Folge hat. Ich habe fast stets neben den Dreiern die geschüttelte Massenkultur, aus der sie isoliert worden waren, aufgezogen und mehrfach eine Anzahl normal befruchteter Eier daraus isoliert gezüchtet. Sie waren vollkommen symmetrisch.

Auch sind jene Symmetriestörungen durch Deformierung, wie sie z. B. an den von mir (14, Taf. XXV) abgebildeten Fragmentplutei zu sehen sind, deutlich von anderer Art. Die Larve ist verzerrt und vielleicht partiell defekt, aber im wesentlichen auf beiden Seiten gleich gebildet. Viele von den Dreierplutei dagegen sehen aus, wie wenn verschiedene Larventypen mosaikartig zusammengesetzt wären, wie dies besonders in dem Nichtzusammenstimmen der beiden Skeletthälften in der Medianebene häufig so äußerst charakteristisch hervortritt. Selbst wenn also Protoplasma-störung infolge des Schüttelns in manchen Fällen eine gewisse Rolle spielen sollte, so vielleicht bei der Richtung des linken Mittelstabes in Fig. 22, gerade die Hauptsache, den Mosaikcharakter, vermag sie nicht zu erklären.

Eine zweite Möglichkeit, wie ein protoplasmatisches Moment zur Asymmetrie führen könnte, ist die, daß die Furchungsart symmetriestörend wäre. Allein ein Grund dafür ist nicht einzusehen. Die Furchung der Dreier ist genau so regelmäßig und die Blastula in den Fällen, um die es sich hier handelt, genau so wohlgebildet, wie bei einem normalen Keim. Fällt keine Furche



mit der späteren Symmetrieebene zusammen, so ist gar kein Grund vorhanden, warum sich in der Medianebene des Pluteus der Larventypus plötzlich ändern sollte; fällt aber ein Strahl der dreiteiligen Furche in die Medianebene, so tut er nur das Gleiche, was nach unseren obigen Feststellungen die erste Furche eines jeden normalen Keimes tut, und es ist wieder kein Grund zur Asymmetrie daraus abzuleiten.

Damit dürfte aber jede Möglichkeit einer Erklärung durch Protoplasmastörung ausgeschlossen sein.

Ehe wir nun weitere Möglichkeiten diskutieren, ist es notwendig, das Wesen der Asymmetrie noch genauer zu bestimmen. Wenn ich sie oben als eine Verschiedenheit des Typus in den verschiedenen Larvenbereichen charakterisiert habe, so könnte für einzelne der abgebildeten Fälle vielleicht eingewendet werden, daß es mehr den Eindruck mache, als sei die eine Seite im Vergleich zur anderen verkümmert. Auch dies freilich wäre eine Erscheinung, in der sich eine verschiedene Potenz der primären Blastomeren äußern würde, und sie wird uns in diesem Sinn unten noch beschäftigen.

Allein für Larven, wie z. B. die in Fig. 28 (Taf. IV) abgebildete, kann dieser Einwand nicht gelten. Auf der einen Seite ist der Scheitelstab länger, auf der anderen der Analstab; im übrigen sind beide Skelethälften tadellos entwickelt. Hier kann also unmöglich von Verkümmern die Rede sein, sondern nur von verschiedenem Typus. Solche Fälle aber habe ich oft beobachtet.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in einer Strongylocentrotus-Zucht vom 6. Januar 1902 (Versuch No. 2), von der ich mehrere Plutei aus isolierten Dreiern besitze. Drei davon sind in Fig. 19, 20 und 21 abgebildet. Der erste ist fast normal, der zweite mäßig, der dritte hochgradig asymmetrisch. Seine rechte Seite bietet ein typisch proportioniertes Skelett dar, auf der anderen Seite finden wir einen excessiv langen Scheitelstab, an Stelle des Analstabes nur einen kleinen Höcker und einen ganz rudimentären Oralstab. Diesen unteren Teil des Skeletts muß man ohne Zweifel verkümmert nennen. Allein diese Verkümmerng erscheint dadurch in einem ganz besonderen Licht, daß in der Kontrollzucht neben einem normalen Larventypus, wie er in der rechten Hälfte der kombinierten Fig. 21 b zu sehen ist, in sehr großer Zahl eigentümlich verkümmerte Larven vorkamen, wie die linke Hälfte von Fig. 21 b eine zeigt, die fast genau das darbietet, was wir

auf der linken Seite unserer Dreierlarve gefunden haben: ungewöhnlich langen Scheitelstab, rudimentären Anal- und Oralstab.

Was wir in diesem Fall ausführen konnten: aus zwei in der Normalkultur vorkommenden Typen unsere Abnormalität kombinieren, das läßt sich, mehr oder weniger klar, für alle derartigen Fälle durchführen. In allen Zuchten, aus denen ich Dreier isoliert habe, traten Plutei von verschiedenem Typus und auch von so verschiedener Größe auf, daß, wenn man zwei solche Larven gleicher Eltern in der Mittelebene auseinanderschneidet und aneinanderlegt, ganz ähnliche Bilder entstehen, wie unsere asymmetrischen Dreierplutei sie darbieten. Die Vergleichung der Figuren, speziell von Fig. 25 a mit 25 b (Taf. IV) oder von Fig. 35 d und e (Taf. V), macht dies ohne weitere Worte klar.

Man könnte gegen eine Vergleichung der Dreierplutei mit diesen Kombinationen von Normaltypen das Bedenken erheben, daß die Normallarven, deren beide Hälften in den Zeichnungen

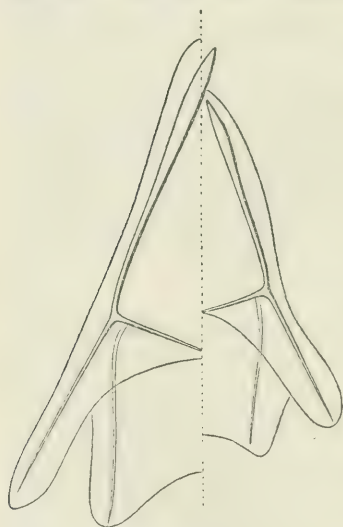


Fig. L.

aneinandergelegt worden sind, vielleicht aus verschiedenen großen Eiern stammen könnten und daß sie deshalb so ungleich seien. Zwei Versuche, die ich zur Prüfung dieser Frage angestellt habe, werden das Bedenken zerstreuen. In dem einen Versuch (24. März 1902) habe ich aus den Eiern eines *Strongylocentrotus*-Weibchens eine Anzahl von genau gleich großen Eiern isoliert. Die im gleichen Gefäß gezüchteten Larven ergaben Differenzen der Größe, wie sie aus Fig. L zu ersehen sind. Hier bliebe nun noch die Möglichkeit, daß die Eier zwar gleich groß, aber in ihrem Gehalt an Bildungsmaterial verschieden seien. Allein ein zweiter Versuch,

den ich bereits an anderer Stelle (23, p. 350) beschrieben habe, lehrt, daß aus vollkommen gleichwertigen Eiern Larven von sehr verschiedener Größe hervorgehen können. Bei diesem Versuch wurden die Eier eines Weibchens in drei Portionen geteilt und mit Sperma von drei verschiedenen Männchen befruchtet. Die Eier zweier Zuchten ergaben große, die der dritten sehr kleine

Larven. Damit ist gezeigt, daß die Larvengröße nicht einfach eine Funktion der Materialmenge ist, sondern daß bei ihrer Bestimmung auch „innere“, hier ohne Zweifel im Spermium gelegene Momente sich geltend machen. Es ist danach klar, daß auch in einer und derselben Larve zwei verschiedene Größentypen nebeneinander sich entfalten können, wenn nur in den beiden Bereichen solche inneren Verschiedenheiten bestehen, wie sie in den erwähnten Versuchen für verschiedene Keime nachgewiesen worden sind.

Noch ein Einwand gegen die Auffassung der Asymmetrie der Dreier als einer Kombination aus verschiedenen Larventypen könnte erhoben werden. Man könnte nämlich sagen, daß diese Erklärung dann wohl zutreffen möchte, wenn sich unsere Larven aus zwei gleich großen primären Blastomeren ableiten würden, von denen die eine die rechte, die andere die linke Larvenhälfte bilden würde, nicht aber bei dreien, von denen ja keine berufen sein kann, gerade eine ganze Larvenhälfte aus sich hervorgehen zu lassen. Auch dieser Einwand dürfte zurückzuweisen sein. Vor allem ist zu bemerken, daß es mindestens für einen Teil unserer Fälle gar nicht nötig ist, in der ganzen Larve vom Mundfeld bis zur Scheitelspitze jederseits einen anderen Typus vorauszusetzen. So groß z. B. der Unterschied im Skelett zwischen der rechten und linken Hälfte von Fig. 20 (Taf. IV) und noch mehr von Fig. 21 erscheint, so ist doch zu beachten, daß die oberen Teile der Scheitelstäbe auf beiden Seiten gleich gebildet sind. Dieser Zustand wäre also mit unserer Annahme, daß die Asymmetrie auf einem in den einzelnen Larvendritteln wirksamen verschiedenen Typus beruht, sehr leicht in Einklang zu bringen; es braucht nur die erste Furche so zur späteren Medianebene orientiert zu sein wie Fig. XLc<sub>1</sub> (p. 92) es veranschaulicht. In der Tat vermochte ich bei der Larve der Fig. 20 auf Grund der verschiedenen Kerngröße diesen Verteilungsmodus nachzuweisen. Aber auch die umgekehrte Verteilung der drei Drittel, derart, daß zwei von ihnen in der Scheitelspitze zusammenstoßen, das dritte das Mundfeld bildet, könnte wohl manchem von unseren Fällen gerecht werden. Wenn man die in Fig. XXXVIIIb (p. 85) abgebildete Gastrula betrachtet, welche dem eben genannten Verteilungsmodus folgt, so ist es auffallend, daß die Mesenchymdreiecke, von denen das Skelett seinen Ausgang nimmt, fast vollständig in die beiden paarigen Drittel fallen. Es wäre sehr wohl denkbar, daß, wenn diese beiden Drittel einen verschiedenen Skeletttypus bedingen, damit auch deren Fortsetzungen im unpaaren Drittel sich in so differenter



Weise entwickeln müssen, daß trotz des einheitlichen Charakters dieses Drittels die Mittelstäbe nicht aufeinander passen.

Endlich ist auch der dritte Verteilungstypus der drei Drittel, den wir oben kennen gelernt haben und der in dem Pluteus der Fig. 25 a (Taf. IV) verwirklicht ist, sehr gut mit der Asymmetrie dieser Larve in Einklang zu bringen. Man sieht, daß bei dieser Verteilung die eine Skeletthälfte nahezu ganz, nämlich mit Ausnahme der Enden von Scheitel- und Mittelstab, in dem Bereich des einen Drittels entsteht, das sonach wohl für den Typus dieser ganzen Skeletthälfte maßgebend sein dürfte. Setzen wir nun in dem unteren Drittel der anderen Seite einen anderen Typus voraus, so werden die beiden Seiten so verschieden sein können, wie die in unseren kombinierten Figuren zusammengefügtten Hälften zweier verschiedener Larven.

Ueberdies aber könnte dieser Verteilungstypus der drei Drittel vielleicht noch für eine andere Erscheinung verantwortlich gemacht werden. Es wäre nämlich denkbar, daß das häufige Zurückbleiben der einen Skelett- und Larvenhälfte, wie es Fig. 25 a darbietet, gerade darauf beruht, daß dieser Teil aus der einen der drei Blastomeren stammt, die größere Larvenhälfte aus den beiden anderen, daß, mit anderen Worten, die Medianebene nicht mit einem größten Kreis des Eies zusammenfällt, sondern mit der Grenze der einen  $\frac{1}{3}$ -Blastomere. Wir werden in der Tat unten Fälle kennen lernen — man werfe einstweilen einen Blick auf die Figuren der Tafel VI —, die ich mir nicht anders erklären kann. Für die bisher betrachteten Asymmetrieen dagegen ist diese Erklärung kaum zutreffend, für einzelne sogar direkt auszuschließen. Einmal nämlich ist so viel ganz sicher, daß die in Rede stehende Verteilung der drei Drittel jedenfalls nicht notwendig zu einer solchen Ungleichheit führen muß; man braucht nur einen Blick auf Fig. 11 (Taf. II) zu werfen, um hierüber nicht mehr im Zweifel zu sein. Zweitens aber lehrt gerade die Larve der Fig. 25 a (Taf. IV), daß die Medianebene nicht mit der Grenze einer  $\frac{1}{3}$ -Blastomere zusammenfällt.

Die vorstehenden Erörterungen werden gezeigt haben, daß die beschriebene Asymmetrie der Dreierplutei durch die Annahme eines in den einzelnen Larvendritteln sich betätigenden verschiedenen Typus in ungezwungener Weise erklärt werden kann und daß sie kaum anders erklärbar ist. Dieser verschiedene Typus der drei Drittel muß aber seinen Grund haben in einer verschiedenen Veranlagung der 3 primären Blastomeren. Damit kommen



wir zu der Frage zurück: was bewirkt in den primären Blastomeren eine solche verschiedene Anlage?

Daß hier ein Effekt der Doppelbefruchtung vorliegen möchte, ist gewiß schon von vornherein naheliegend. Wir wissen durch die Bastardierungsversuche an Echiniden, daß sich der Larventypus aus einer Kombination eines dem Ei und eines dem Spermium inhärenten Typus zusammensetzt, wobei manchmal ein sehr genauer Mitteltypus erscheint (BOVERI 10, 14), während in anderen Fällen die männliche oder weibliche Geschlechtszelle an Einfluß überwiegt (SEELIGER 114, VERNON 125). Auch konnte ich (23) durch Befruchtung der Eier eines Weibchens mit Sperma verschiedener Männchen der gleichen Art zeigen, daß innerhalb der Species das Gleiche gilt. Es kann also auch nicht bezweifelt werden, daß die zwischen Sprößlingen des gleichen Elternpaares in ein und derselben Zucht auftretenden „individuellen“ Larvenverschiedenheiten darauf beruhen, daß sowohl unter den Eiern wie unter den Spermien verschiedene Typen vertreten sind, aus deren verschiedener Kombination hier der eine, dort ein anderer Larventypus zur Erscheinung gebracht wird.

Uebertragen wir diese Betrachtungen auf ein doppelbefruchtetes Ei, so lassen sich hier leicht Bedingungen denken, durch welche das, was unter normalen Umständen nur in zwei verschiedenen Larven vorkommen kann, in einer und derselben Larve kombiniert hervorgerufen wird. Es braucht nur das Substrat, an welches der dem einen Spermium inhärente Typus gebunden ist, in einem Teil des Eies lokalisiert zu bleiben, das Vererbungssubstrat der anderen Samenzelle in einem anderen Teil, so muß das eintreten, was wir an unseren asymmetrischen Dreierplutei konstatiert haben.

Was ist aber nun dieses vererbende Substrat des Spermiums: ist es sein Protoplasma oder sein Centrosoma oder sein Kern? Ich habe diese Frage schon in meinem Aufsatz „Ueber die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns“ (26, p. 108) erörtert und kann hier nur das dort Gesagte wiederholen. Daß das Spermaprotoplasma, von dem übrigens bei Echiniden nichts zu sehen ist, die postulierte Wirkung haben könnte, darf als ausgeschlossen gelten. Denn es müßte dann auch bei der normalen monospermen Befruchtung diese Rolle spielen, und da es — dies vorausgesetzt — diese bestimmende Wirkung hier in allen Bereichen des neuen Organismus ganz gleichmäßig ausübt, so müßten Mittel vorhanden sein, durch die es, gleich dem Spermachromatin,

in identischer Weise auf alle Tochterzellen verteilt wird. Solche Mittel bestehen, wie uns die Fälle lehren, wo das Spermaprotoplasma wahrnehmbar ist (*Ascaris*), nicht. Damit dürfte es ausgeschlossen sein, ihm überhaupt eine so bedeutungsvolle, aufs feinste arbeitende Wirkung zuzuschreiben. Wollte man aber annehmen, daß sich die Vererbungstendenzen des Spermaprotoplasma sofort dem ganzen Ei gleichmäßig mitteilen, so müßten natürlich bei Anwesenheit zweier Spermien deren beiderseitige Qualitäten gleichfalls ganz gleichmäßig gemischt auf das Ei übergehen, so daß gerade bei dieser Annahme die charakteristische Asymmetrie der dispermen Larven völlig unerklärt bliebe.

Viel weniger leicht abzuweisen ist die Möglichkeit, daß der väterliche Typus im Centrosoma des Spermiums lokalisiert sei. Da nämlich in unseren Dreierlarven das eine Drittel Abkömmlinge des einen Spermiozentrums, die beiden anderen solche des anderen enthalten, könnten auf solche Weise die beobachteten Asymmetrien sich wohl erklären lassen. Was wir von den Centrosomen, von ihrer Funktion, ihrem beschränkten Vorkommen und von ihrer Neubildung wissen, macht es freilich höchst unwahrscheinlich, daß ihnen eine solche Bedeutung zukommt. Desgleichen spricht wohl gegen diese Annahme eine Larve, die ich im vorigen Heft (p. 22, Fig. 22) beschrieben und abgebildet habe. Es handelt sich um eine „partiellthelykaryotische“ Larve, d. h. um einen Fall, wo in einem normal befruchteten Ei der ganze Spermakern der einen  $\frac{1}{2}$ -Blastomere zufiel, wogegen die Eikernchromosomen ganz regulär auf beide verteilt wurden. Hier sind die Centrosomen in allen Teilen so gleichwertig, wie in jeder normalen Larve; und doch war diese Gastrula in hohem Grade asymmetrisch. Nur eine Erklärung bleibt hier übrig, die, daß der verschiedene Typus rechts und links seinen Grund in dem verschiedenen Chromatingehalt hat.

Wenn nun auch diese Erfahrung die Möglichkeit nicht auszuschließen vermag, daß in einem dispermen Keim durch die verschiedenen Spermacentrosomen vielleicht eine Verschiedenheit des Larventypus hervorgerufen werden könnte, so beweist sie doch in positiver Richtung, daß verschiedenem Chromatingehalt diese Wirkung jedenfalls zukommt. Und wir haben also zu untersuchen, ob die Chromatinverhältnisse in dispermen Keimen damit in Einklang stehen.

Da wissen wir nun schon zur Genüge, daß die primären Blastomeren dispermer Keime in ihrem Chromatingehalt sowohl

nach Quantität wie auch nach Kombination der Chromosomen in hohem Grad variabel sein können, und es bleibt also nur zu entscheiden übrig, ob die Asymmetrie durch die verschiedene Kern- und Zellgröße der einzelnen Larvenbezirke verursacht ist, oder ob wir eine qualitative Verschiedenheit der Kerne in Anspruch zu nehmen haben. Wir können diese Entscheidung mit voller Bestimmtheit treffen. Einer jener vier oben erwähnten durchaus symmetrischen Dreierplutei ist nämlich der in Fig. 13 (Taf. III) abgebildete und auf p. 102 besprochene *Sphaerechinuspluteus*, dessen Chromosomenzahlen sich auf ungefähr 18, 45, 45 berechnen ließen, wobei sich diese Bezirke ganz asymmetrisch auf den Larvenkörper verteilen.

Auch der in Fig. 11 (Taf. II) abgebildete disperme *Strongylocentrotus-Pluteus* mit seinen großen Kernverschiedenheiten (18, 36, 54) und gleichfalls ganz asymmetrischer Verteilung der drei Drittel ist in Körperform und Skelett fast genau symmetrisch. Auf der anderen Seite gibt es asymmetrische Dreierplutei, deren Kerne überall gleich groß sind. Zwei solche sind in Fig. 21a und 28 (Taf. IV) abgebildet.

Ist damit bewiesen, daß nicht die verschiedene Menge von Chromatin der Grund der Asymmetrie sein kann, so kann es nur die verschiedene Qualität sein; und es ist klar, daß, sobald wir die Bestimmung des Larventypus in die Chromosomen verlegen, ihre ungleichmäßige Verteilung im Triaster des Eies unsere Befunde in einfachster Weise zu erklären vermag. Nehmen wir selbst die beiden denkbar günstigsten Verteilungsarten, wie sie in Fig. LIa und b und Fig. LIIa und b für 4 Chromosomen in jedem Vorkern versinnbildlicht sind, wo jede Blastomere die Normalzahl von Chromosomen, und zwar die ganze Vorkernserie doppelt erhält, so ergibt sich, wenn wir die 3 Vorkerne durch die Indices 1, 2 und 3 unterscheiden, daß im ersten Fall jede der 3 Blastomeren eine andere Kombination von Vorkernerderivaten besitzt, während im zweiten Fall die Kerne zweier Blastomeren in identischer Weise aus den gleichen Ei- und Spermaelementen kombiniert sind, die dritte Blastomere dagegen völlig andere Chromatinindividuen enthält, nämlich die des zweiten Spermakerns, die sich während des Monasterzustandes verdoppelt haben. Bestimmen die Chromosomen den Larventypus, so leuchtet ein, daß die betrachteten Chromatinkonstellationen die einzelnen Drittel des Keimes so verschieden machen müssen, wie sonst zwei Keime sich von einander unterscheiden; so verschieden nämlich, wie die Larven



aus einem bestimmten Ei werden könnten, wenn es möglich wäre, dieses Ei einmal mit dem Spermium x, einmal mit dem Spermium y zu befruchten. Ja wenn in unserem zweiten Fall (Fig. LII) diejenige Blastomere, welche nur die Elemente des einen Spermakerns

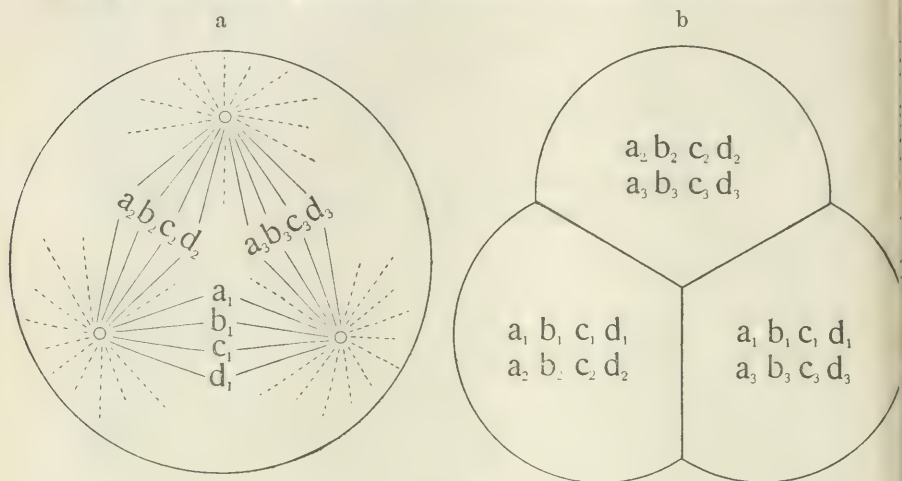


Fig. LI.

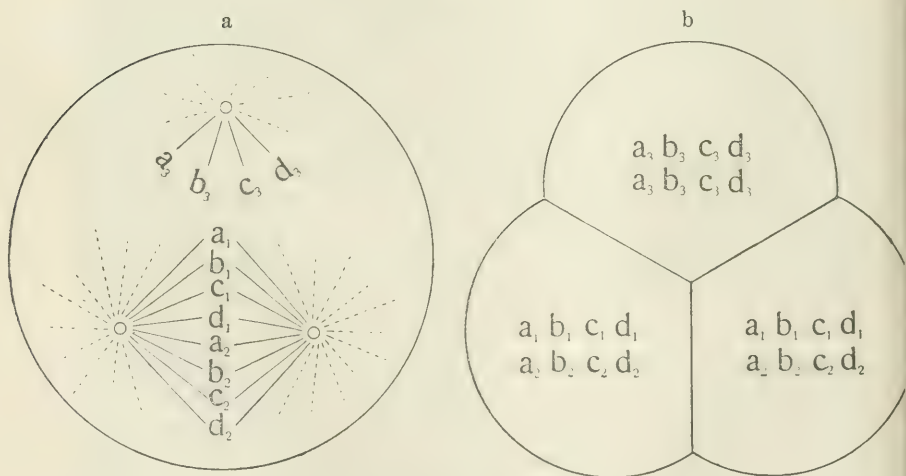


Fig. LII.

enthält, den unteren Teil der linken Larvensseite bilden würde, eine der beiden Blastomeren mit den Elementen des Eikerns und des anderen Spermakerns den hiezu symmetrischen rechten Teil der Larve, so wären dieser linke und rechte Larvenbereich in



ihrer Kernsubstanz ebenso völlig verschieden, wie sonst zwei normal befruchtete Eier.

Daß bei beliebiger Verteilung der Chromosomen im Triaster ähnliche Verschiedenheiten zu stande kommen können, braucht nicht weiter auseinandergesetzt zu werden; und es hat vor allem deshalb keinen Zweck, hierauf näher einzugehen, weil uns ja, auch im Fall der allgemeinen Richtigkeit unserer Annahme über die Bedeutung des Chromatins, doch jeder Anhalt fehlt, wie die Beziehung zwischen Chromosomen und Larvenmerkmalen im einzelnen zu denken ist, ob z. B. der Skeletttypus von allen Chromosomenarten des Monokaryon oder nur von einigen oder gar nur von einem einzigen abhängig ist u. s. w.

Nur auf einen Punkt muß noch aufmerksam gemacht werden, daß nämlich die aus den Asymmetrieen der Dreierlarven erschlossene Beziehung zwischen Chromatinbestand und Larventypus weder die Theorie von der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen zur Voraussetzung hat, noch im mindesten ein Argument zu ihren Gunsten darstellt. Die in Rede stehende Erscheinung würde sich ganz ebenso einfach erklären lassen, wenn alle Chromosomen der Species als essentiell gleichwertig, nur individuell verschieden anzunehmen wären und sich der Larventypus aus der Kombination beliebiger in den einzelnen Kernen zusammengeführter Chromosomen bestimmen würde.

Fragt man aber schließlich, wie es denn komme, daß bei der notwendigen Ungleichheit des Chromatinbestands und selbst bei verschiedenen Kerngrößen der einzelnen Keimbereiche doch, wenn auch äußerst selten, völlig symmetrische Plutei auftreten, so läßt sich darauf antworten, daß auch in den Zuchten normaler Larven Individuen nebeneinander vorkommen, die für unser Auge völlig identisch sind, ja daß selbst amphi- und monokaryotische Larven der gleichen Zucht ziemlich genau den gleichen Typus darbieten können, wofür im vorigen Heft dieser Studien in Fig. 1a und 2a ein Beispiel gegeben worden ist.

Aber auch abgesehen davon besteht noch eine Möglichkeit zu vollkommener Symmetrie, nämlich im Fall des Amphiaster-Monaster-Typus mit simultaner Dreiteilung des Eies (Fig. LII) dann, wenn jene Blastomere, welche die Chromosomen des selbständigen Spermakerns enthält, ein unpaares Larvendrittel liefert. In diesem Fall enthalten die einzelnen Keimbereiche auf der einen Seite der Medianebene genau die gleiche Chromosomenkombination

wie die entsprechenden Bereiche der anderen Seite, und es muß nach unserer Annahme volle Symmetrie eintreten.

In entwicklungsphysiologischer Hinsicht wäre noch die Frage von Interesse, worin primär die Asymmetrie der Dreierlarven zum Ausdruck kommt. Vor allem fragt es sich: ist der Weichkörper an sich asymmetrisch oder wird er dies erst durch das Skelett? HERBST (63, 66) hat zuerst darauf hingewiesen, daß die charakteristische Pluteusform wesentlich durch das Auswachsen der Skelettstäbe verursacht wird, eine Erfahrung, die ich oft bestätigen konnte. Trotzdem halte ich es für zweifellos, daß im Weichkörper unserer Larven Asymmetrien vorkommen, für die das Skelett nicht verantwortlich gemacht werden kann. Dies wird ja schon dadurch von vornherein höchst wahrscheinlich gemacht, daß sich, wie besonders die Bastardierungen lehren (23), der Larventypus schon ganz charakteristisch ausprägt, ehe das Skelett an irgend einer Stelle das Ektoderm berührt. Auch ist hier wieder an die im vorigen Heft beschriebene partiell-thelykaryotische Larve zu erinnern, welche schon auf dem Stadium der Gastrula mit ganz kleinen Dreierstrahlern sehr stark asymmetrisch ist. Ganz ähnliche Erfahrungen machen wir an den Dreierlarven. Ich habe mehrere sonst wohlgebildete Dreiergastrulae gesehen, die deutlich asymmetrisch waren, ohne daß hier an einen Einfluß des Skeletts gedacht werden könnte.

Völlig ausgeschlossen ist ein Einfluß des Skeletts sodann bei den nicht seltenen Asymmetrien des Darmes, wofür in Fig. 27 (Taf. IV) ein Beispiel gegeben ist. Es handelt sich um den Darm eines auch sonst asymmetrischen Sphaerechinus-Pluteus (Versuch No. 10). Der Darm ist vom Scheitel, genau in der Richtung der Medianebene gesehen. Die linke Seite ist typisch dreiteilig, wogegen rechts die zwei Einschnürungen völlig fehlen.

Wenn also auch das Skelett sekundär durch seine Asymmetrie die des ektodermalen Weichkörpers ohne Zweifel erheblich verstärkt, so ist an einer primären Asymmetrie des Weichkörpers nicht zu zweifeln, und es fragt sich, ob nicht sie es ist, die ihrerseits das Skelett asymmetrisch macht. Die Bildner des Skeletts sind die primären Mesenchymzellen, und sie bereiten, wie DRIESCH (38) genauer dargestellt hat, in ihrer bilateral-ringförmigen Anordnung mit einer rechten und linken dreieckigen Anhäufung die Hauptteile des Skeletts schon vor. Warum bilden sie in unseren Fällen ein asymmetrisches Skelett? Sind sie selbst schon asymmetrisch angeordnet, oder sind es innere Eigenschaften dieser

Zellen, welche dem Skelett hier diese, dort jene Form geben? Und wenn das erstere zutreffen sollte, was veranlaßt die Mesenchymzellen zu einer asymmetrischen Aufstellung? Ich kann diese Fragen nur aufwerfen, vermag aber fast nichts zu ihrer Lösung beizutragen. Es ist bei der Empfindlichkeit der dispermen Larven nahezu unmöglich, für eine Gastrula die Anordnung der Mesenchymzellen genau festzustellen und dann aus dieser Gastrula noch einen Pluteus zu züchten. Dies aber wäre vor allem nötig, um in diesen Fragen zu exakteren Ergebnissen zu gelangen. Ich habe eine Anzahl Dreier-Gastrulae von *Sphaerechinus* (Versuch No. 10) zur Zeit, wo das Mesenchym geordnet war, abgetötet und konnte bei einigen von ihnen Asymmetrieeen in dem Mesenchymring finden, welche vielleicht auf die des Skeletts ein Licht werfen könnten. Ein solcher Fall ist in Fig. 23 (Taf. IV) wiedergegeben. Die Larve ist sehr wohlgebildet, besitzt aber auf der einen Seite der Medianebene 18, auf der anderen nur 13 Mesenchymzellen, ja vielleicht wäre es richtiger, die Trennung in 19 und 12 vorzunehmen. Auf der Seite mit den wenigen Mesenchymzellen ist die Skelettanlage kleiner und auch von etwas anderer Form. Es sei gleich hier bemerkt, daß ich in anderen Fällen noch viel erheblichere Störungen in der Anordnung des Mesenchymkranzes gefunden habe. Bleiben wir aber bei unserem Fall, so dürfte er wohl auf normale Verhältnisse beziehbar sein. Es ist bekannt, daß die Mesenchymzellenzahl sehr erheblich variieren kann. Oben (p. 96) wurden für *Echinus* Variationen zwischen 58 und 91 in der gleichen Zucht konstatiert. Bei *Sphaerechinus* habe ich — allerdings in zwei verschiedenen Zuchten — als Extreme die Zahlen 27 und 38 gefunden; das würde also ziemlich gut zu den (halben) Zahlen stimmen, die wir oben für die beiden Seiten unserer Larve festgestellt haben.

Ist nun die Mesenchymzellenzahl vom Larventypus abhängig<sup>1)</sup>, so erscheint es nach unseren oben dargelegten Erfahrungen einleuchtend, daß sie in dispermen Keimen rechts und links verschieden sein kann. Genauer beschen, ist die Sachlage allerdings nicht so ganz einfach. Wir müssen nämlich unterscheiden zwischen der Mesenchymzellenzahl, die ein bestimmter Larvenbezirk liefert, und derjenigen Zahl, die er später zugeteilt erhält. Sind zwei

---

1) Wir wissen, daß sie nicht davon allein abhängig ist, sondern zum mindesten von einem anderen Moment: der Kerngröße (27, p. 69 ff.).



verschiedene Seeigellarven in der Zahl ihrer Mesenchymzellen verschieden, so kann dies nur daher rühren, daß sie eine verschiedene Zahl gebildet haben. Ist dagegen in einer Larve die Mesenchymzellenzahl rechts eine andere als links, so beruht dies darauf, daß von den gebildeten Mesenchymzellen auf die eine Seite mehr gewandert sind als auf die andere. Soll sich in beiden Erscheinungen die gleiche Verschiedenheit des Typus äußern, so läßt sich dies nur in der Weise denken, daß zwischen der Zahl der Mesenchymzellen, die ein bestimmter Larvenbezirk liefert, und derjenigen, die er später wieder an sich zieht, eine Korrelation derart besteht, daß die Tendenz, Mesenchymzellen zu bilden, und diejenige, sie an sich zu ziehen, ungefähr gleich groß ist.

Ich besitze für diese Annahme in der Tat gewisse Anhaltspunkte. Im Kapitel E, Abschnitt II war von dispermen Blastulae die Rede, bei denen nur ein Teil der zur Mesenchymbildung berufenen Blastulawand solche Zellen abgegeben hat. Nun ist in Fig. XXII (p. 58) eine junge Dreiergastrula von *Echinus* abgebildet, bei der der Mesenchymring in zwei Dritteln ganz normal entwickelt ist, wogegen im dritten Drittel nur 2 solche Zellen liegen. Was uns an dieser Larve besonders interessiert, ist die Gesamtzahl der Mesenchymzellen. Sie beträgt 45. Die Larve stammt aus dem oben schon besprochenen Versuch No. 12, bei dem sowohl in dispermen wie in normalen Gastrulae ungewöhnlich hohe Mesenchymzellenzahlen konstatiert worden sind. Danach darf es als nahezu sicher bezeichnet werden, daß unsere Larve um etwa ein Drittel zu wenig Mesenchymzellen besitzt, und dies würde wieder kaum anders zu erklären sein, als daß ein Larvendrittel keine solchen Zellen geliefert hat. Was liegt aber dann näher als anzunehmen, daß das Drittel, in dem die Mesenchymzellen fehlen, dasjenige ist, in dem keine gebildet worden sind?

Man darf hierbei, wie schon oben betont, nicht an eine besondere Attraktion eines Larvendrittels auf die in ihm entstandenen Mesenchymzellen denken; unsere in Rede stehende Larve lehrt ja selbst durch die wahllose Mischung großer und kleiner Mesenchymzellen, daß in ein Drittel auch solche Mesenchymzellen gelangen, die einem anderen Drittel entstammen. Sondern nur die allgemeine Attraktion für Mesenchymzellen überhaupt würde proportional zu denken sein der Gesamtmenge mesenchymatischen Materials, das ein bestimmtes Drittel gebildet hat. Ob sich auf diesem Weg unserem Problem vielleicht näher kommen läßt, müssen künftige Untersuchungen lehren.



Endlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß ich einige disperme Dreierplutei gefunden habe, deren Pigmentierung stark asymmetrisch war. Wenn man beachtet, wie auffallend symmetrisch die Chromatophoren in normalen Larven verteilt sind<sup>1)</sup>, und andererseits, wie stark in einer und derselben Zucht der Gehalt an Chromatophoren variieren kann, so wird man für diese Verhältnisse zu dem gleichen Schluß geführt, zu dem wir uns bei der Körperform und beim Skelett genötigt sahen, daß in den einzelnen Dritteln der Dreierplutei ein verschiedener individueller Typus zur Entfaltung gelangen kann. Und zur Erklärung dieser Erscheinung würden genau die gleichen Betrachtungen anzustellen sein, wie für die anderen Asymmetrien.

Die Ueberzeugung, daß die in diesem Abschnitt besprochenen Erscheinungen, wenn auch nicht ausschließlich, so doch zum größten Teil dadurch bedingt sind, daß sich in den verschiedenen Larvenbereichen ein erblich verschiedener Larventypus ausprägt, legte es nahe, disperme Dreierplutei aus bastardierten Eiern zu züchten, wo dann in manchen Fällen auf jeder Seite ein anderer Speciestypus erwartet werden konnte. Die Versuche, die ich in dieser Richtung angestellt habe, waren jedoch erfolglos.

Zwar habe ich aus 30 Dreiern der Kombination Strongylocentrotus  
Echinus

(Versuch vom 25. Januar 1902) einen jugendlichen Pluteus erhalten; doch war dieser zu abnorm, um für unsere Frage von Bedeutung zu sein. Ueberdies ist ja von dieser Specieskombination bei der fast völligen Identität der beiden Larventypen kaum mehr zu erwarten, als bei homospermer Befruchtung. Ich habe deshalb

3 Versuche mit der Kombination Strongylocentrotus  
Sphaerechinus angestellt.

Allein von mindestens 60 isolierten Dreiern aus drei verschiedenen Zuchten vermochte kein einziger zu gastrulieren. Offenbar heißt es den ohnehin schwächlichen Bastardkeimen doch zu viel zumuten, wenn sie sich nun auch noch mit abnormen Chromatinkombinationen abfinden sollen.

## VI. Dreierplutei mit partiellem Defekt.

Unter dieser Bezeichnung sollen nicht Larven verstanden sein, denen ein bestimmtes System, wie der Darm oder das Pigment, fehlt, sondern solche, bei denen ein bestimmter Teil eines

1) Man vergleiche die von mir in 23 abgebildeten Normallarven.

solchen Systems fehlt, während das Uebrige in voller Normalität vorhanden ist.

Teilen wir, um die Art dieser partiell-defekten Larven näher zu bestimmen, den Larvenkörper in 4 Hauptsysteme ein, nämlich:

- 1) Ektoderm mit der Wimperleiste und dem Mund,
- 2) Darm,
- 3) primäres Mesenchym mit dem von ihm gebildeten Skelet,
- 4) sekundäres Mesenchym (Chromatophoren),

so ist vor allem zu erwähnen, daß es an den beiden erstgenannten Systemen partielle Defekte in dem hier gemeinten Sinne nicht gibt. Das Streben, den epithelialen Abschluß nach außen zu bewahren und also Ektoderm und Entoderm als kontinuierliche Blätter zu erhalten, ist vielleicht die stärkste Tendenz, die unseren Keimen innewohnt. Ein irgendwo offenes Ektoderm oder Entoderm gibt es nicht, und wo durch Austritt pathologischer Zellen nach innen oder nach außen ein Loch entstehen würde, legen sich die benachbarten Zellen, wie wir sehen werden, alsbald wieder aneinander. Defekte in unserem Sinn bieten nur das primäre und sekundäre Mesenchym und ihre Derivate dar.

Am auffallendsten sind diese partiellen Defekte im Skelett; sie waren an 5 der von mir gezüchteten, sonst völlig gesunden Dreierplutei zu konstatieren. Vier von diesen Larven sind in Fig. 29 a—32 (Taf. V) abgebildet. Ich beginne die Beschreibung mit dem *Echinuspluteus* der Fig. 31 (Versuch No. 8). Das Skelett ist auf der linken Seite typisch gebildet; nur der Oralstab ist etwas kurz und, was seltener und darum auffallender ist, das Ende des Mittelstabes ist ziemlich weit von der Medianebene entfernt. Auf der rechten Seite ist nur der Scheitelstab vorhanden, der ungefähr da, wo die Teilung in Anal- und Zwischenstab beginnen sollte, wie abgeschnitten aufhört. Trotz dieses Defektes ist die Larve annähernd symmetrisch, wenn auch da, wo das Skelett fehlt, etwas verkümmert.

Dieses Objekt läßt drei verschiedene Kerngrößen unterscheiden; der Bereich der kleinsten Kerne nimmt den durch die rote Linie begrenzten Bezirk ein. Er stößt im Scheitelteil der Larve an einen großkernigen Bezirk an, von dem er sich sehr leicht abgrenzen läßt, wogegen die Grenze gegenüber dem Bezirk der mittelgroßen Kerne nicht überall so sicher zu bestimmen ist; doch zieht sie jedenfalls vom After nach links unten, wie in der Figur angegeben. Unsere Larve folgt also dem Typus b (Fig. XL, p. 92), und zwar verlaufen die beiden Grenzen fast genau wie an der Larve der

Fig. 11 (Taf. II). Danach sind wir aber berechtigt, auch die dritte Grenze, die sich infolge der zu geringen Kernunterschiede nicht beobachten läßt, dorthin zu setzen, wo sie sich in Fig. 11c findet. Und diese Grenze, die in Fig. 31 durch die graue Linie bezeichnet ist, trifft nun aufs genaueste mit der Stelle zusammen, wo der Scheitelstab aufhört, während auf der anderen Seite die untere Grenze des kleinkernigen Drittels am Ende des linken Mittelstabs vorbeizieht. Kurz gesagt: der Skelettdefekt ist genau auf den von einer der drei primären Blastomeren stammenden Larvenbereich lokalisiert.

Das Gleiche gilt für die *Strongylocentrotus*-Larve der Fig. 29a (Versuch No. 5). Hier ist das rechte Skelett vollständig und normal. Auffallend ist daran nur, daß der Mittelstab über die Medianebene nach links reicht und daß der Scheitelstab einen mächtigen Seitenast trägt, wie er bei den normalen Kontrolllarven dieser Zucht nicht vorkommt. Vom linken Skelett existiert nichts als ein im Niveau des rechten Mittelstabs gelegenes quer gerichtetes Stäbchen. Diese Larve hat einen kleinkernigen Bereich, der sehr genau mit dem Defekt zusammentrifft, wie dies aus der rot markierten Grenzlinie in Fig. 29a ersichtlich ist. Dieser Bezirk ist ohne Zweifel kleiner als ein Drittel des Larvenkörpers, was vermutlich so zu erklären ist, daß eine der 3 primären Blastomeren kleiner war als die beiden anderen. Ich habe zwar nach Möglichkeit Exemplare mit gleich großen Blastomeren ausgewählt, doch sind solche mit geringeren Ungleichheiten nicht völlig zu vermeiden. Wie aber auch die Kleinheit dieses Drittels zu erklären sein mag, wichtig ist uns hier nur, daß der Defekt genau auf diesen Larventeil beschränkt ist. Da die Scheitelspitze des Pluteus außerhalb des kleinkernigen Bereiches liegt, so ist es nicht undenkbar, daß der sonderbare Ast des rechten Scheitelstabes nichts anderes ist als der oberste Teil des linken Scheitelstabs, der abnorm verschoben und in Ermangelung einer eigenen Fortsetzung mit dem rechten verschmolzen wäre. Daß diese Erklärung nicht unwahrscheinlich ist, wird ein Blick auf Fig. 29b lehren, die den oberen Teil einer *Strongylocentrotus*-Larve mit gekreuzten Scheitelstäben darstellt, wie solche in manchen Zuchten nicht selten sind.

Der linke Teil des Anallappens gehört gleichfalls einem skelettbildenden Drittel an; die diesem Bezirk zukommenden Skelettteile sind also zu erwarten und in der Tat durch jenes quer gelagerte Stäbchen repräsentiert, das wohl als Mittelstab anzusprechen ist. Das Fehlen des gleichfalls zu erwartenden linken



Analstabes vermag ich nicht zu erklären; denn wenn auch die Grenze des skelettlosen Drittels nahe an seiner Ursprungsstelle vorbeizieht, so würde dieser Skeletteil doch vollkommen in den Bereich eines normalen Drittels fallen. Es ist jedoch zu beachten, daß rudimentäre Analstäbe auch sonst bei Dreierlarven nicht selten sind, wie die Figg. 20, 21, 26a und 30 lehren. Daß dagegen der ganze linke Oralstab fehlt, ist wieder auf Rechnung unserer Abnormität zu setzen, indem die linke Vorderwand des Oral-lappens bis zur linken Kante von dem kleinkernigen Bereich gebildet wird.

Ist nun in diesen beiden Fällen der Beweis geführt, daß der Skelettdefekt einer der 3 primären Blastomeren entspricht, so werden wir dies auch für diejenigen Fälle annehmen dürfen, in denen uns das Merkmal der Kerngröße im Stich läßt, um so mehr, als diese Deutung für alle 3 weiter von mir beobachteten Fälle leicht durchführbar ist. Die oben erwähnte Sphaerechinuslarve (Versuch No. 10) ist der zuletzt besprochenen so ähnlich, daß ich auf ihre bildliche Wiedergabe verzichten kann. Die Strongylocentrotus-Larve der Fig. 30 (Versuch No. 5), bei der die rechte Skelethälfte völlig fehlt, während die linke in verkümmerter Gestalt vorhanden ist, läßt sich ohne Schwierigkeit auf unseren Typus b (Fig. XL, p. 92) zurückführen, wie dies durch die grauen Grenzlinien in Fig. 30 markiert ist; eine Bucht im Mundlappen spricht noch besonders dafür, daß die Grenzen richtig gezogen sind. Danach hätte hier nur eines der 3 Larvendrittelt Skelett geliefert, wogegen es in den beiden anderen völlig fehlt.

Auch in der Echinuslarve der Fig. 32 (Versuch No. 8) ist das Skelett auf ein Drittel beschränkt, aber in anderer Anordnung; es besteht nur der untere Teil des rechten Skeletts, nämlich der Zwischenstab, der sich auf der medialen Seite in den Mittel- und Oralstab gabelt, auf der lateralen in den Analstab übergeht. Diese Stücke, speziell Oral- und Analstab sind im Vergleich zu der Larve der Fig. 30 vorzüglich entwickelt. Dagegen fehlt der Scheitelstab vollständig; höchstens ein kleiner Dorn an der Stelle, wo der Zwischenstab in den Analstab umbiegt, könnte als Rudiment des Scheitelstabs aufgefaßt werden.

Diese Larve besitzt also ziemlich genau den Skelettbereich, der in derjenigen der Fig. 31 fehlt. Die mutmaßliche Verteilung der drei Drittel ist durch die grauen Grenzlinien bezeichnet; sie würde dem Typus c<sub>1</sub> der Fig. XL folgen.



Während ich von den Plutei mit Skelettdefekt, welche in meinen Zuchten von Dreierlarven enthalten waren, wohl kaum einen übersehen habe, vermag ich dies von Larven mit partiellem Pigmentdefekt nicht ebenso sicher zu sagen. Die erste solche Larve fand ich in dem Versuch No. 9 (vom 10. Februar 1902); es war die in Fig. 33 (Taf. V) abgebildete *Strongylocentrotus*-Larve, bei der infolge sehr reichlicher Pigmentierung das völlige Fehlen der Chromatophoren in einem bestimmten Larvenbezirk höchst auffallend war. Drei weitere Larven mit partiellem Pigmentdefekt ergab sodann die *Sphaerechinus*-zucht vom 14. Februar 1902 (Versuch No. 10). Dies aber war die letzte größere Kultur, die ich von Dreierlarven verfolgt habe. So ist es nicht unwahrscheinlich, daß mir in früheren Zuchten solche Fälle entgangen waren. Drei von den genannten vier Larven sind in Fig. 33, 34 und 35 (Taf. V) wiedergegeben. Von besonderem Interesse sind die beiden *Sphaerechinus*-Plutei, weil an ihnen die Beziehung des Pigmentdefekts zu einer der 3 primären Blastomeren sehr klar zu demonstrieren ist. Der eine von ihnen, in Fig. 34 in der Ansicht von hinten dargestellt, ist fast genau symmetrisch und normal. Die nicht sehr zahlreichen Pigmentzellen aber sind unsymmetrisch angeordnet, so zwar, daß der Körper links unten hinten des Pigments entbehrt. An dieser Larve läßt sich ein Drittel durch seine etwas geringere Kerngröße unterscheiden; es gehört der rechten Larvenhälfte an; seine Grenze ist rot markiert. Sie zieht vom After schräg nach oben-außen, biegt dann auf die Seiten- und Vorderwand um, wo sie nach abwärts gegen die Wimperschnur verläuft, von wo an die weitere Begrenzung unklar ist; auf die Hinterwand zurückgekehrt, läuft die Grenze rechts von der Mittellinie nach oben gegen den After. Dies ist also der Typus b der Fig. XL; die dritte Grenze muß ungefähr so, wie durch die graue Linie angegeben, vom After weglaufen, um dann in der gezeichneten Weise auf die Vorderwand überzugehen. Dadurch wird nun ein linkes unteres Drittel abgegrenzt, welches genau mit der pigmentfreien Region zusammenfällt. Denn die zwei im Bereich des Vorderdarms sichtbaren Pigmentzellen, welche scheinbar diesem Satz widersprechen, liegen der Vorderwand an und gehören somit in den Bereich desjenigen Drittels, welches den Scheitel bildet. So kann es keinem Zweifel unterliegen, daß in einem von einer bestimmten Blastomere abstammenden Larvendrittel die Chromatophoren vollkommen fehlen.

Die zweite hierher gehörige Sphaerechinuslarve (Fig. 35 a—d, Taf. V) ist ihrer Kernverhältnisse wegen schon oben (p. 89) beschrieben worden und hat uns auch bereits wegen ihrer Asymmetrie beschäftigt (p. 108). Sie besitzt ein auffallend kleinkerniges Drittel, welches, der rechten Seite angehörig, die halbe Vorderseite bis etwas über die Medianebene hinaus und die zugehörige Seiten- und Hinterwand bildet. Von den beiden großkernigen Dritteln muß das eine diesem kleinkernigen ziemlich symmetrisch gegenüberstehen, während das andere den unteren Teil der Larve, vor allem das Mundfeld bildet. Die mutmaßliche Grenzlinie dieser beiden Drittel ist in Fig. 35 d durch eine graue Linie bezeichnet. Die Larve entspricht dem Typus  $c_2$  der Fig. XL. Das Pigment ist nun so verteilt, daß das linke, großkernige Drittel davon fast frei ist, und zwar trifft die Grenze in der Vorderwand aufs genaueste mit der Grenze der beiden verschiedenkernigen Bereiche zusammen (vgl. Fig. 35 a und 35 d). An der Hinterwand hat eine einzige Zelle die Grenze überschritten und liegt links vom After (Fig. 35 b). Doch ist es nicht undenkbar, daß einige Ektodermzellen des unteren Drittels bis hier heraufreichen und für die Lage dieser Chromatophore verantwortlich zu machen sind. Dieses untere Drittel besitzt nämlich Pigmentzellen, wenn auch relativ wenige; die Hauptmasse ist auf das kleinkernige Drittel zusammengedrängt. Sehr schön tritt der Gegensatz von links und rechts bei Vergleichung der beiden Seitenansichten, Fig. 35 b und c, hervor. Die rechte Seite zeigt sehr reichliche Pigmentierung, besonders im oberen Teil, der das kleinkernige Drittel enthält. Die Ansicht von links dagegen bietet nur 5 Pigmentzellen dar. Die eine davon ist die bereits oben erwähnte in der Aftergegend gelegene. Die 2 im Mundlappen sichtbaren sowie die im Analarm gehören, wie die Vorderansicht (Fig. 35 d) lehrt, wohl zweifellos dem unteren Drittel an. Und so blieben für das obere großkernige Drittel von den 26 Chromatophoren unserer Larve nur zwei übrig: jene links vom After gelegene und die andere, die sich an der Wurzel der Analstäbe findet. Aber auch diese zwei liegen so nahe an der hypothetisch konstruierten Grenze des unteren Drittels, daß es nicht unmöglich scheint, daß sie diesem Drittel selbst zugehören. Wie dem aber auch sein mag: diese beiden Zellen vermögen unser Resultat nicht zu trüben, daß die Pigmentzellen einen Bereich der Larve fliehen, der aus einer der 3 primären Blastomeren entstanden ist.

Die dritte aus der gleichen Zucht stammende Larve mit Pig-

mentdefekt ist die in Fig. LIIIa bei seitlicher Ansicht abgebildete, die, auf dem Gastrulastadium abgetötet, über dem Urdarm ziemlich gleichmäßig mit Chromatophoren ausgestattet ist, wogegen in der schmälere Zone unter dem Urdarm solche völlig fehlen. Für diese Larve ließ sich feststellen, daß in der Medianlinie der Scheitelseite zwei Bereiche von verschiedener Kerngröße zusammenstoßen. Die Verteilung der drei Drittel ist also die der Fig. LIIIb. Das in dieser Figur punktierte untere Drittel wäre das pigmentfreie.

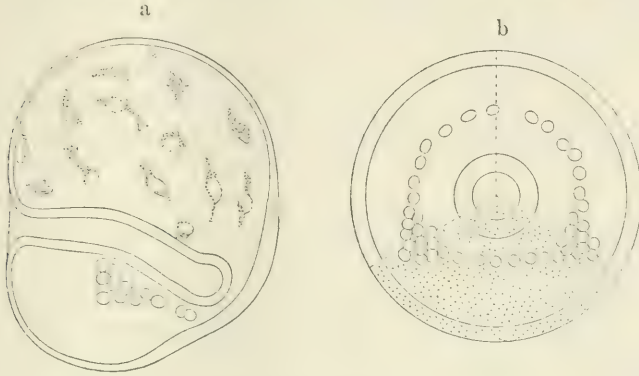


Fig. LIII.

Endlich haben wir noch die in Fig. 33 (Taf. V) wiedergegebene *Strongylocentrotus*-Larve zu betrachten, bei der der Kontrast von Pigmentierung und Pigmentlosigkeit dank der großen Zahl von Chromatophoren besonders frappant ist. Unterschiede in der Kerngröße sind in dieser Larve nicht nachweisbar. Dagegen besitzt sie eine andere Eigenschaft, durch die sie deutlich als Dreierlarve gekennzeichnet ist; der Mitteldarm ist nämlich seiner Länge nach in drei Röhren geteilt, ein Zustand, der, auf Grund der von mir und DRIESCH angestellten Versuche über Plasmaverlagerung, auf eine entsprechende Spaltung am vegetativen Pol des Eies hinweist. Daß gerade eine Dreiteilung vorliegt, kann kaum anders erklärt werden, als daß die drei primären Blastomeren so gegeneinander verschoben worden waren, daß ihre vegetativen Teile sich von der Achse wegbewegt hatten; und die eigentümliche Konvergenz im Verlauf der Oralarme ließe sich im gleichen Sinn deuten, indem die angenommene Bewegung der vegetativen Blastomerenpole zu einer entsprechenden Annäherung der animalen Pole gegen die Achse führen müßte, woraus jene Konvergenz der Oralarmspitzen resultieren könnte. Ist diese Erklärung der Ver-



dreifachung des Darmes richtig, so muß die Verteilung der drei ektodermalen Drittel der Stellung der drei Darmdrittel ziemlich genau entsprechen. Und danach würde in der Tat der Pigmentdefekt ungefähr auf den von einer bestimmten Blastomere abstammenden Larvenbezirk lokalisiert sein.

Wenden wir uns nun zu der Frage, woran es einem solchen Drittel ohne Skelett oder Pigment ursprünglich fehlt, so gehen wir am besten von dem Pigmentdefekt aus. Es wäre denkbar, daß die Abkömmlinge einer jeden primären Blastomere untereinander eine engere Affinität bewahren; und so könnte die Annahme auftreten, jedes Larvendrittel enthalte diejenigen Pigmentzellen, die von jener Blastomere abstammen, die das Ektoderm und Entoderm dieses Larventeils geliefert hat. Dann könnte der Defekt seine Ursache darin haben, daß eine der drei primären Blastomeren nicht im stande war, sekundäre Mesenchymzellen zu liefern. Die Larve der Fig. 35 lehrt jedoch, daß diese Annahme unrichtig ist. Dank der sehr verschiedenen Kerngröße ließ sich mit voller Sicherheit bestimmen, daß die Chromatophoren des kleinkernigen Drittels nicht sämtlich kleinkernig sind, sondern im Gegenteil in ihrer Mehrzahl großkernig. Wir konstatieren hier also für das sekundäre Mesenchym das Gleiche, wie früher für das primäre, daß es eine spezifische Attraktion zwischen Ektoderm und Mesenchym gleicher Abkunft nicht gibt.

So bleibt nur noch die andere Annahme übrig, daß der, normalerweise, von allen Ektodermzellen ausgehende Reiz, der die Chromatophoren anzieht, von den Abkömmlingen einer bestimmten Blastomere nicht ausgeübt wird oder so schwach, daß er gegenüber der Anziehungskraft der beiden anderen Drittel nicht aufzukommen vermag.

Schwieriger gestaltet sich die Frage nach der Ursache der Skelettdefekte. Die Bildung des Skeletts ist abhängig von der Tätigkeit und Anordnung des primären Mesenchyms, der sogen. Kalkbildner. Von dieser Anordnung ist, nachdem das Skelett fertig ist, nichts mehr zu erkennen. So vermag ich die Frage nicht zu beantworten, ob in den Dritteln mit Skelettdefekt primäre Mesenchymzellen gefehlt haben oder ob sie vorhanden, aber unfähig waren, Skelett zu produzieren, oder endlich, ob das Skelett vielleicht vorhanden war und wieder aufgelöst worden ist. Am wahrscheinlichsten ist mir auf Grund gewisser Befunde die erste Möglichkeit. Wir kämen dann hier zu einer ähnlichen Anschauung



wie für die Chromatophoren, daß nämlich einem bestimmten Larvendrittel die Fähigkeit abgeht, Kalkbildner an sich zu ziehen oder wenigstens die Fähigkeit, sie in der zur Skelettbildung nötigen Weise zu ordnen. Die *Echinusgastrula* der Fig. XXII (p. 58), wo in einem Larvendrittel die Kalkbildner bis auf zwei fehlen, wäre als Vorstufe für die beschriebenen Skelettdefekte anzusehen. Auch die *Sphaerechinusgastrula* der Fig. LIV könnte in Betracht kommen. Sie zeigt auf der einen Seite das normale Mesenchymdreieck und davon ausgehend den typischen Bogen, auf der anderen Seite liegen die Mesenchymzellen regellos zerstreut.

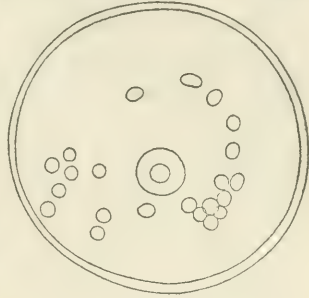


Fig. LIV.

Da jede Skeletthälfte typischerweise von einem bestimmten Punkt aus entsteht und von hier aus weiterwächst, berührt es merkwürdig, daß periphere Skelettteile, wie der Scheitelstab der Fig. 31, auch ohne diesen Zentralteil in völlig normaler Weise gebildet werden können. Doch steht dieser Befund nicht isoliert. Ich habe mehrere normale Larven gesehen, wo einer der typischen Skelettstäbe aus zwei getrennten Teilen, einem proximalen und einem distalen, bestand, die zusammen ungefähr den Verlauf repräsentierten, wie sonst der einheitliche Stab. Wir sehen also auch aus solchen Vorkommnissen, daß periphere Skelettteile ohne direkten Anschluß an die zentralen entstehen können. Und dies wird noch deutlicher durch die in großer Mannigfaltigkeit auftretenden versprengten Skelettstücke, die man in Larven findet, deren Blastulazellen gegenseitig verlagert worden waren<sup>1)</sup>.

Bei Besprechung der asymmetrischen Dreierplutei habe ich betont, daß diese Erscheinung die Annahme einer essentiellen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen nicht fordert, sondern daß sie auch aus bloßer „individueller“ Verschiedenheit dieser Elemente abgeleitet werden kann. Legen wir uns die gleiche Frage für die in diesem Abschnitt besprochenen Abnormitäten vor, so folgt aus der Erklärung, die ich für die beiden Arten von Defekten zu geben versucht habe, daß auch hier nach unseren jetzigen Kennt-

1) Hierüber wird eine im hiesigen Institut ausgeführte, demnächst erscheinende Arbeit von B. HEFFNER nähere Einzelheiten bringen.

nissen die Annahme essentieller Chromosomen-Verschiedenheit nicht notwendig ist. Denn wir kommen mit der Hypothese aus, daß die Attraktion für Mesenchymzellen der einen oder anderen Art in dem defekten Drittel nicht etwa vollständig fehlt, sondern daß sie hier nur schwächer ist. Dieser Unterschied in der Anziehungskraft der einzelnen Drittel könnte aber wohl auf gradueller Verschiedenheit der in allen Chromosomen wesentlich gleichen Anlage beruhen. Eine Larve, die in allen ihren Zellen Chromosomen besitzt, welche schwache Attraktionskräfte bewirken, würde doch normal werden, da eben stärkere Nebenbuhler fehlen; nur die Verbindung verschieden starker Attraktionsbereiche in einer und derselben Larve würde zum partiellen Defekt führen.

Die andere Möglichkeit aber, daß die Anlagen für jene Anziehungswirkungen an einzelne Chromosomen gebunden sind, und daß diese Chromosomen in dem Drittel, das den Defekt aufweist, entweder eine schwächere Attraktion bewirken oder ganz fehlen, ist natürlich damit nicht ausgeschlossen. Welche Erklärung nun auch die richtige sein mag, eines ist sicher, daß primäres und sekundäres Mesenchym nicht durch den gleichen Reiz in ihrer Anordnung bestimmt werden. Denn sonst müßten Skelett- und Pigmentdefekt stets verbunden auftreten, was nirgends zu beobachten ist.

## **VII. Dreierplutei mit einer normalen und einer verkümmerten Hälfte, mutmaßlich auf den Amphiasier-Monaster-Typus zurückzuführen.**

Larven dieser Art bilden, wenn sie auch nicht besonders häufig sind, einen sehr charakteristischen Bestandteil der Dreierzuchten. Auf Tafel VI ist eine Anzahl solcher Plutei abgebildet. Das äußerste Extrem in der Gegensätzlichkeit von rechts und links bietet die Strongylocentrotus-Larve der Fig. 36 dar. Hat man sie in seitlicher Ansicht vor sich (Fig. 36 b), so möchte man sie zunächst für einen normalen Pluteus halten. Sieht man sie aber von vorn oder hinten (Fig. 36 a), so erkennt man, daß nur das Skelett der einen Seite vorhanden ist. Und zwar ist diese Skeletthälfte, bis auf das selbständige Stück neben der Keule des Scheitelstabs, vollkommen normal gebildet. Von der anderen Skeletthälfte existiert keine Spur, und dieser Teil der Larve ist entsprechend verkümmert. Es fehlen ihm vor allem der Anal- und Oralarm, wogegen die Wimperschnur ganz kontinuierlich auch diese Seite umgreift. Man könnte hier fast von einem Hemiembryo lateralis sprechen.

Diese Larve ist unter allen von mir beobachteten Vertretern dieses Typus die einzige, bei der die eine Skeletthälfte vollkommen fehlt; in allen übrigen Fällen (Fig. 37—40) war ein mehr oder weniger rudimentäres Skelett auch auf der verkümmerten Seite vorhanden. Das Aussehen dieser Larven ist aber trotzdem wesentlich das gleiche. Das Mundfeld verläuft von der wohlentwickelten Seite schräg nach aufwärts zur verkümmerten Seite, wie dies besonders schön an Fig. 37a zu sehen ist. Stets ist die Wimpersehnur kontinuierlich. Der Darm kann typisch entwickelt sein und eine Mundöffnung besitzen. In den Larven der Figg. 37 und 38 ist er auch völlig symmetrisch.

Sämtliche untersuchten Fälle zeigen in allen ihren Teilen identische Kerngröße und enthalten, wie alle bisher betrachteten Dreierlarven, keine Spur von pathologischen Elementen.

Die Ansicht, die ich mir über das Zustandekommen dieser eigenartigen Abnormität gebildet habe, knüpft sich an zwei Fälle, die mit den besprochenen ohne Zweifel verwandt sind, aber doch in einem Punkt davon abweichen. Es sind die beiden in Figg. 41 und 42 abgebildeten Plutei, welche gleichfalls auf der einen Seite normal entwickelt sind, auf der anderen ein verkümmertes Skelett besitzen. Was diesen Larven aber ein besonderes Aussehen verleiht, das ist der Umstand, daß die rudimentäre Skeletthälfte zu der normalen im Winkel gestellt ist, der in der Larve der Fig. 42 sogar  $90^\circ$  beträgt. Daß diese Larven von den vorher besprochenen nur graduell verschieden sind, wird deutlich, wenn man beachtet, daß auch schon in der Larve der Fig. 38 die beiden Skeletthälften nicht ganz gleich orientiert sind.

Bei jenen beiden auffallend gestörten Individuen, besonders bei dem der Fig. 41, drängte sich mir nun die Ueberzeugung auf, daß der verkümmerte Teil aus der einen der 3 primären Blastomeren stammt, der normale aus den beiden anderen; und ich vermute, daß dies für alle hier besprochenen Fälle gelten dürfte. Die Medianebene würde dann nicht, wie sonst, ohne Rücksicht auf die primären Furchen, durch einen größten Kreis des Keimes gehen, sondern die Grenze der einen  $\frac{1}{3}$ -Blastomere gegen die beiden anderen würde im wesentlichen die Medianebene bestimmen.

Für diese Annahme besitze ich noch zwei weitere Anhaltspunkte. Erstens ist die normale Hälfte des Keimes fast in allen diesen Fällen übermäßig groß, deutlich größer als die Hälfte einer gewöhnlichen aus der gleichen Zucht stammenden Dreierlarve. Man vergleiche Fig. 37 mit den der gleichen Zucht angehörigen



Larven der Figg. 19, 20 und 21 (Taf. IV), Fig. 38 mit der zugehörigen Fig. 33 (Taf. V). Es läßt also dieser Umstand kaum einen Zweifel, daß die wohlentwickelte Seite aus mehr als dem halben Ei entstanden ist.

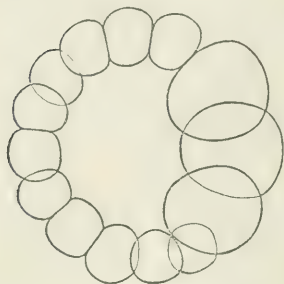


Fig. LV.

Zweitens habe ich in der Zucht No. 9, aus der die Larven der Figg. 38 und 42 stammen, während der Furchung einige Keime beobachtet, bei denen etwa ein Drittel in der Furchung zurückgeblieben war, wie es in Fig. LV von einem solchen Fall skizziert ist. Die Larve der Fig. 38 ist sogar, wie durch Isolation feststeht, sicher aus einem solchen Keim entstanden.

Unter derartigen Bedingungen läßt sich aber verstehen, daß der in der Entwicklung gleichmäßige und fortgeschrittene Teil die eine Larvenhälfte bis zur Medianebene liefert, während das zurückgebliebene Drittel erst später sich mehr oder weniger vollkommen zur anderen Hälfte differenziert. Dieses zurückgebliebene Drittel würde hierbei zunächst eine ähnliche Rolle spielen wie die abgetötete oder geschädigte Blastomere in ROUXS (107) bekanntem Froschexperiment.

An der Fähigkeit des Eiplasmas der Echiniden, größere Mengen als die eine Eihälfte zu einer Larven-„Hälfte“ zu gestalten, kann nach allem, was wir über die Eistruktur wissen, kaum ein Zweifel sein. Unsere Fälle würden etwas ganz Ähnliches darbieten, wie die von DRIESCH (42) beschriebenen, durch Verschmelzung zweier Eier entstehenden Riesenlarven, wo jede Larvenhälfte aus einem ganzen Ei hervorgeht, vorausgesetzt, daß die Deutung, die DRIESCH seinen hierauf bezüglichen Versuchen gegeben hat, zutreffend ist, was einstweilen bezweifelt werden muß (vgl. 19).

Die Tatsache, daß in sämtlichen Larven unseres Typus nicht die geringsten Kernverschiedenheiten nachweisbar sind, weist mit Entschiedenheit darauf hin, daß wir es bei ihnen allen mit einer bestimmten sehr regelmäßigen Chromosomenverteilung zu tun haben, welche jeder Blastomere die Normalzahl von Chromosomen vermittelt. Eine Konstellation, welche dieser Forderung genügt, wäre der Amphiaster-Monaster-Typus, bei dem, wie im Kapitel D dargelegt worden ist, zwei Blastomeren ein normales Amphikaryon erhalten, während in die dritte die Elemente des zweiten Sperma-



kerns gelangen, die sich hier verdoppeln. In der Tat besitzen unsere Larven Eigentümlichkeiten, welche diese Vermutung fast zur Gewißheit machen. Diejenige  $\frac{1}{3}$ -Blastomere nämlich, welche den selbständigen Spermakern übernimmt, ist, wie Fig. LVI zeigt, einem Monaster-Ei vergleichbar, für welche Eier ich schon früher mitteilen konnte (27, p. 18), daß sie in ihrer Furchung stets träger sind als die normalen. Daß eine Zelle, in der während der Furchung ein Monaster entstanden ist, gleichfalls in ihrer weiteren Entwicklung verlangsamt wird, geht aus einem im vorigen Heft mitgeteilten und p. 36 (Fig. G) abgebildeten Fall hervor.

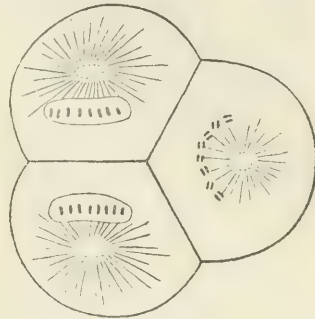


Fig. LVI.

So würde sich also das oben erwähnte Zurückbleiben der einen  $\frac{1}{3}$ -Blastomere sehr einfach erklären. Sodann aber könnte der Monasterzustand dieser Blastomere auch für den bei einigen Exemplaren besonders rudimentären Charakter der verkümmerten Skeletthälfte verantwortlich gemacht werden, indem, wie ich gleichfalls

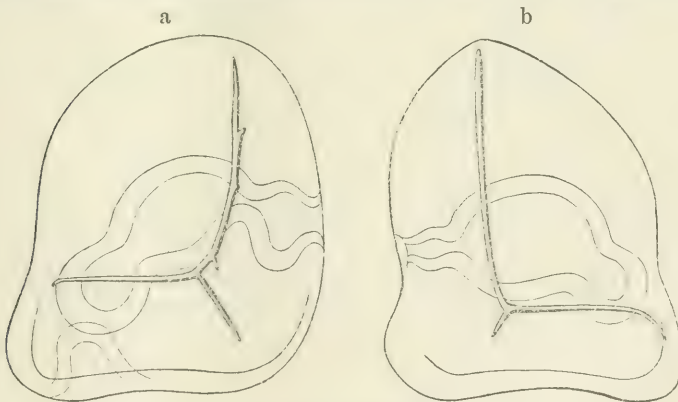


Fig. LVII.

früher schon angegeben habe, das Skelett der Monasterlarven stets mehr oder weniger rudimentär ist. Ich bilde zum Beleg in Fig. LVIIa und b zwei solche Larven von *Strongylocentrotus* ab; es sind die besten, die ich überhaupt erhalten habe. Sie sind beide 4 Tage alt, zu welcher Zeit die normalen Kontrollobjekte bereits ihre volle Ausbildung erreicht hatten. Ich war geneigt,

diesen kümmerlichen Zustand der Monasterlarven auf die abnorm große Kernmenge (Tetrakaryon)<sup>1)</sup> und die infolgedessen abnorm geringe Zellenzahl zurückzuführen. Doch könnte eben vielleicht schon die träge Furchung an jener Erscheinung schuld sein, so daß auch für unsere in Rede stehenden Dreierlarven, wo ja die Monasterzelle die normale Chromosomenzahl besitzt, dieses Moment in Betracht käme.

Daß freilich der Monasterzustand der einen  $\frac{1}{3}$ -Blastomere das völlige Fehlen der einen Skeletthälfte, wie in dem Pluteus der Fig. 36, bewirken könne, muß bezweifelt werden. Allein für diese Larve könnte an eine Kombination des im vorigen Abschnitt besprochenen Skelettdefekts mit der uns gegenwärtig beschäftigenden Abnormalität gedacht werden. Ist, wie dort als eine Möglichkeit ausgeführt worden ist, der Bereich, in dem das Skelett fehlt, nur dadurch von den anderen Bereichen unterschieden, daß die zur Skelettbildung in Beziehung stehenden Chromosomen (mag es nun eines in jedem Monokaryon sein oder alle) eine schwächere Anziehung des Ektoderms auf die Kalkbildner bedingen als diejenigen der beiden anderen Drittel, so wäre es sehr wohl denkbar, daß zwischen dem im Monasterdrittel wirksamen Spermakern und dem in den beiden anderen Dritteln sich betätigenden Amphikaryon ein genügender Unterschied in dieser Hinsicht besteht, um alle Kalkbildner auf die Seite zu ziehen, die die Abkömmlinge des normalen ersten Furchungskerns enthält.

Ist nun diese Auffassung, daß die besprochenen Larven aus Eiern des Amphiaster-Monaster-Typus hervorgegangen sind, richtig, so ist nach unserer Theorie die tadellose Gesundheit dieser Objekte, sowie die absolute Normalität der wohlentwickelten Seite selbstverständlich. Aber noch aus einem andern Grund sind, wie unten näher zu erörtern sein wird, diese Fälle für unser Kernproblem von Wichtigkeit.

### VIII. Dreierlarven mit einem pathologischen Drittel.

In den beiden letzten Abschnitten war von Objekten die Rede, bei denen ein Teil des Keimes im Vergleich zu anderen Teilen rudimentär oder in Bezug auf Skelett oder Pigment völlig defekt ist. Derartige Objekte, die ich partiell-abnorme nenne, sind scharf zu trennen von solchen, die das Prädikat partiell-

1) Vgl. p. 19.

pathologisch verdienen. Der Unterschied liegt darin, daß bei den ersteren die einzelnen Zellen gewisse Potenzen gar nicht oder in schwächerem Maße besitzen, daß sie aber im übrigen einen gesunden Eindruck machen und sich in regulärer Weise an der Bildung der embryonalen Organe beteiligen. Partiell-pathologisch dagegen nenne ich solche Larven, bei denen ein Teil der Zellen deutlich krank ist, was sich einerseits in Aenderungen des Protoplasmas und vor allem der Kerne zu erkennen gibt; andererseits darin, daß diese Zellen, soweit sie ihrer Lage nach als Epithel angeordnet sein sollten, den epithelialen Zusammenhang aufgeben, um sich entweder nach außen zu zerstreuen oder in die Furchungshöhle zu treten.

Schon im Kapitel E, Abschnitt II sind die ersten Stadien solcher partiell-pathologischer Keime, zumeist aus vierteiligen dispermen Eiern stammend, beschrieben worden. Ich weise nochmals auf die in Fig. XVI (p. 56) abgebildete *Strongylocentrotus*-Blastula hin, die, aus einem Dreier hervorgegangen, 24 Stunden nach der Befruchtung ungefähr — und wahrscheinlich genau — ein Drittel abstieß, indem dessen Zellen sich zur Kugelform abrundeten und damit sowohl voneinander als auch von der übrig gebliebenen Blastulawand sich lösten. So erhielt die Blase vorübergehend eine Oeffnung und die vorher prallen Wände sanken stark zusammen. Nach voller Ablösung der pathologischen Zellen schloß sich die Blastula wieder, ging aber, vielleicht weil sie zum Zweck genauer Betrachtung vorübergehend unter ein Deckglas gebracht worden war, bald zu Grunde.

Dieser nicht selten zu beobachtende Zerfall eines Larvendrittels ist uns auch in den Zerlegungsversuchen begegnet, wo sich einzelne der aus dem Verband gelösten  $\frac{1}{3}$ -Keime vollständig in ihre Zellen auflösten; und der dort noch mögliche Verdacht, daß diese Erscheinung auf Schädigung der Blastomere beim Isolieren zurückzuführen sei, wird durch unsere jetzige Feststellung ausgeschlossen. Deshalb sind diese Fälle, so wenig auch im übrigen über sie zu sagen ist, mit die allerwichtigsten unter unseren Befunden. Denn wie sollte bei simultaner Dreiteilung eines Eies eine Blastomere von den beiden anderen in solcher Weise verschieden werden, wenn nicht durch den verschiedenen Chromatinbestand?

Viel häufiger nun als die volle Auflösung eines Larvendrittels nach außen ist das Uebertreten der Zellen in die Blastulahöhle, wodurch die bekannten „*Stereoblastulae*“ entstehen, und zwar, solange es sich nur um ein Drittel handelt, solche



geringeren Grades. Den Anfang dieses Prozesses kann man an Larven von etwa 24 Stunden (bei Zimmertemperatur) sehr häufig beobachten. Ein zwischen dem animalen und vegetativen Pol sich erstreckender Wandbereich zeigt an seiner Innenfläche erst einige, dann immer mehr trübe Auflagerungen, die sich schließlich so vermehren, daß sie tiefer in die Blastulahöhle hineinragen, gewöhnlich aber mit der Stelle, an der sie ausgetreten sind, in Kontakt bleiben.

Fig. 50 (Taf. VII) zeigt das charakteristische Aussehen einer solchen partiellen Stereoblastula. Die Larve, genau in der Richtung der Achse zu sehen, läßt schon den ersten Anfang der Gastrulation erkennen und entspricht ziemlich genau dem Stadium 21<sup>00</sup> (Taf. V) bei H. SCHMIDT (112). Das primäre Mesenchym ist noch nicht geordnet. Ein Bereich, der jedenfalls einer primären Blastomere entspricht, ist pathologisch und größtenteils schon nach innen getreten. Die Exzentricität der Invagination zeigt an, daß sich die Blase infolge des Verlustes an Zellen auf dieser Seite verkleinert hat. Der weitere Verlauf des Prozesses ist der, daß alle pathologischen Teile, die noch in der Wand liegen, gleichfalls nach innen verlagert werden, während sich das gesunde Epithel lückenlos darüber zusammenschließt. Da die pathologischen Elemente sich an der Weiterentwicklung gar nicht beteiligen, ist eine solche Larve nunmehr als eine  $\frac{2}{3}$ -Larve zu bezeichnen.

Aus Objekten dieser Art sind offenbar die in Figg. 43—49 (Taf. VII) abgebildeten Larven entstanden, in deren primärer Leibeshöhle sich eine ganz entsprechende Anhäufung pathologischer Zellen vorfindet. Sie stellen eine kleine Auswahl aus einer großen Anzahl ähnlicher Objekte dar. Denn solche Larven mit einem nach innen verlagerten Drittel sind in den Dreierzuchten besonders häufig. Ob freilich die Larve der Fig. 50 selbst sich so entwickelt hätte, läßt sich nicht sagen. Es kommt nicht selten vor, daß auch noch eines der beiden gesunden Drittel nachträglich krank wird, oder gar beide. Das Umschlagen vom gesunden Zustand zum kranken findet eben nicht in allen Dritteln gleichzeitig statt.

Die Störung nun, die in einem Keim mit einem pathologischen Drittel gesetzt ist, liegt vor allem darin, daß dem in Entwicklung begriffenen Organismus ein großer Teil seines Ektoderms und Entoderms und wahrscheinlich auch des Mesenchyms verloren gegangen ist und daß nun die übriggebliebenen Teile dafür eintreten müssen. Der Grad der Vollkommenheit, mit der sich diese Regulation vollzieht, scheint hauptsächlich von zwei Momenten abzuhängen. In erster Linie sind die Entwicklungsaussichten um so günstiger, je

früher das pathologische Drittel aus dem normalen Verband ausgestoßen wird. So besitze ich einen Dreierpluteus, bei dem sich im Innern einige größere und kleinere Furchungszellen befinden, deren Gesamtvolumen etwa  $\frac{1}{3}$  des Eies beträgt. Hier war also schon während der Furchung — aus einem mir unbekannten Grund — das an der Entwicklung nicht Teilnehmende beseitigt worden. Dieser Pluteus ist, abgesehen von seiner geringeren Größe, in Form, Skelett, Darmgliederung und Mundbildung von einem normalen kaum zu unterscheiden; auch ist er fast vollkommen symmetrisch. Die anderen, bei denen das pathologische Material aus kleinen Zellen oder Zellentrümmern besteht und also jedenfalls erst bedeutend später ins Innere abgestoßen worden ist, sind fast alle mehr oder weniger defekt oder in bestimmten Charakteren zurückgeblieben. So ist häufig (Figg. 45 und 48) der Darm nicht gegliedert und ohne Mund, oder es zeigen sich Skelettdefekte verschiedenen Grades.

Dieser Einfluß des Zeitpunktes, in welchem das kranke Drittel seine Beteiligung an der Entwicklung aufgibt, ist leicht zu verstehen. Die gesunden zwei Drittel müssen nach Abstoßung der pathologischen Teile die ganze Larve darstellen; sie müssen sich zu einem verkleinerten Ganzen regulieren, und diese Regulation geht um so leichter von statten, je früher sie in Anspruch genommen wird.

In zweiter Linie ist es jedenfalls von Bedeutung für die Gestaltung der Larve, welches der drei Drittel das kranke ist. Gehen wir von der oben (p. 91) gewonnenen Vorstellung aus, daß die dreiteilige erste Furche in dreierlei Weise zu einer präformierten Medianebene orientiert sein kann, so sind die in den Diagrammen der Fig. LVIII gezeichneten Stellungen des pathologischen Drittels im Keimganzen möglich. Vergleicht man in diesen Figuren das Verhältnis des durch Punktierung bezeichneten pathologischen Bereichs zum Mesenchymkranz, so sieht man leicht ein, daß nicht alle Stellungen gleich schädlich sind. Am günstigsten dürften die Fälle sein, in denen das pathologische Drittel zur Medianebene symmetrisch steht, also 1a und besonders 2a, wo die beiden für die Skelettbildung so wichtigen Mesenchymdreiecke intakt bleiben. Mit Rücksicht auf diesen Punkt wird auch 3a als günstig zu bezeichnen sein. Als ziemlich ungünstig und wahrscheinlich leicht zur Verkümmern der einen Larvenhälfte führend sind 2b, 3b und 3c anzusehen. Doch wird hierbei immer noch von Einfluß sein, von wann an das kranke Drittel nicht mehr an der Ent-

wicklung teilnimmt und wohin die nach innen getretenen Teile zu liegen kommen.



Fig. LVIII.

Da diese pathologischen Elemente im allgemeinen in der Nähe der Stelle liegen bleiben, an der sie aus der Wand ausgetreten sind, können wir die abgebildeten Larven mit ziemlicher Sicherheit auf die besprochenen Verteilungstypen beziehen. So wird die Larve der Fig. 45 dem Typus 1a, die der Fig. 46 dem Typus 2a angehören, wogegen in denen der Fig. 43, 44, 47 und 49 ein mehr oder weniger seitlich gelegenes Drittel (Typus 1b, 2b oder 3c) das kranke gewesen ist. Diese letzteren Fälle zeigen uns nun in allmählichen Uebergängen die Verkümmern der einen Larvenhälfte. In Fig. 43 finden wir das Skelett beiderseits fast gleich entwickelt, in Fig. 44 ist das linke erheblich schwächer, aber noch typisch gebildet, in Fig. 47 ist es auf dem Zustand eines kleinen Dreistrahlens stehen geblieben, in Fig. 48 (die Larve ist von links



hinten dargestellt) fehlt es ganz. Noch stärker abnorm ist die Larve der Fig. 49; das linke Skelett fehlt auch hier vollständig, wenn nicht vielleicht die Anwesenheit eines doppelten Skeletts auf der rechten Seite so zu deuten ist, daß das linke abnormerweise nach rechts verlagert ist. Doch kommen in manchen dispermen Larven und, wie hier nebenbei bemerkt sei, auch in solchen monospermen Larven, welche durch Unterdrückung von Zellteilungen partiell pathologisch gemacht worden sind, manchmal doppelte Skelettanlagen vor. Ich verweise auf Fig. 52 (Taf. VII), eine stark abnorme Dreierlarve, die auf jeder Seite zwei gutentwickelte Dreistrahler besitzt.

Ob nun alle in unseren Larven zu konstatierenden Skelettdefekte nur bedingt sind durch die Ausschaltung des einen Drittels und durch die Entwicklungsstörungen, welche die pathologischen Massen im Innern bewirken, muß fraglich bleiben. Es ist ja denkbar, daß auch eines der beiden gesunden Drittel zur Skelettbildung unfähig ist, wie wir solche Fälle oben (p. 120) kennen gelernt haben.

Was die Kernverhältnisse der in Rede stehenden Objekte anlangt, so habe ich an mehreren, so an den Larven der Figg. 43 und 44 deutlich zwei verschiedene Kerngrößen im Ektoderm und Entoderm unterscheiden können. In der Larve der Fig. 43 sind die Größenunterschiede so bedeutend (vergl. Fig. 43 b), daß ich die Grenze mit ziemlich großer Genauigkeit feststellen konnte; sie ist in der Figur durch rote Linien angegeben. Man sieht -- und kann es sich noch besser an einem Modell klar machen --, daß jeder der beiden verschiedenkernigen Bereiche etwa die Hälfte des Ektoderms bildet; der Scheitel gehört dem kleinkernigen Bezirk an. Die Lage der pathologischen Elemente läßt keinen Zweifel, wo das kranke Drittel zwischen die gesunden eingeschaltet war; es war an derjenigen Grenze, die vom After nach links und hier über die Seitenwand auf die Vorderfläche des Mundlappens zieht. Denn in dieser Gegend vor allem sind die zerfallenen Teile angehäuft. Somit ist die Grenze, längs welcher links der groß- und der kleinkernige Bezirk zusammenstoßen, nicht deren ursprüngliche Berührungslinie; sie sind hier erst sekundär nach Abstoßung des dazwischen gelegenen pathologischen Drittels in Kontakt gekommen. Ich habe, um dies in der Zeichnung auszudrücken, diesen Teil der Grenze durch Doppellinien markiert. Fragt man sich nun, welches wohl die prospektive Bedeutung dieser zwei Drittel, die jetzt das Ganze gebildet haben, gewesen sein mag, so ist darauf keine

sichere Antwort möglich. Nehmen wir an, daß die beiden übrig bleibenden Drittel an der Stelle des Defektes in ungefähr gleichem Maße restituierend eingetreten sind, so wäre wohl der Typus 1b oder 3c der Fig. LVIII als der wahrscheinlichste anzusehen.

Vergleicht man die in allen Teilen wohlgebildete Larve der Fig. 43 mit jener der Fig. 32 (Taf. V), der zwei Drittel des Skeletts fehlen, so ergibt sich als ein nicht uninteressantes Faktum, daß partiell-pathologische Keime normaler werden können als vollkommen gesunde. Denn die Larve der Fig. 32 enthält gar keine pathologischen Elemente. Der Grund für diese sonderbare Erscheinung liegt zum ersten darin, daß stärker von der Norm abweichende Zellen völlig von der Entwicklung ausgeschlossen werden, während geringgradig abnorme daran teilnehmen, und zweitens in der dem jungen Echinidenkeim eigenen großen Regulationsfähigkeit nach erlittenem Defekt.

### IX. Dreierlarven mit zwei pathologischen Dritteln.

Was bei den zuletzt besprochenen Larven in einem Drittel vor sich gegangen ist, erstreckt sich hier auf zwei. Der Effekt aber ist ein wesentlich verschiedener. Haben sich aus jenen Objekten nicht selten noch recht normal gestaltete Plutei entwickelt, so endigen die jetzt zu besprechenden als ziemlich kleine, meist kugelige Gebilde. Es sind die typischen langlebigen Stereoblastulae oder Stereogastrulae, die aus einer normalen Wand bestehen und mit pathologischen Zellen und deren Zerfallsprodukten vollgepfropft sind (Fig. 78, Taf. X). Vergleicht man ihre Größe mit derjenigen der normalen Dreierplutei oder mit den nicht so sehr viel kleineren Plutei, die ein Drittel als pathologisch nach innen abgestoßen haben, so erscheinen sie fast zu klein, um der ihnen gegebenen Deutung zu entsprechen. Sie sind aber, wie die Vergleichung der bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Figg. 78 und 76 (Taf. X) ergibt, ungefähr so groß wie die aus isolierten  $\frac{1}{3}$ -Blastomeren gezüchteten Gastrulae, denen sie ja in ihrem gesunden Bereich entsprechen<sup>1)</sup>. Der Unterschied ist nur

1) Die pathologische Strongylocentrotus-Larve der Fig. 78 ist etwas größer als die gesunde  $\frac{1}{3}$ -Larve von Echinus der Fig. 76, während die beiden Species sich in ihren Größen sonst gerade umgekehrt verhalten. Es ist jedoch zu beachten, daß die pathologische Larve, wohl infolge der Anfüllung mit den nach innen getretenen kranken Zellen, stärker gebläht ist.

der, daß der ganze Binnenraum, der bei den letzteren lediglich die normalen Mesenchymzellen enthält, bei unseren aus ganzen Eiern entstandenen Larven mit pathologischen Elementen angefüllt ist.

Betrachtet man diese Larven, welche in den Dreierzuchten in ziemlich großer Zahl auftreten, im Leben, so erhält man gewöhnlich den Eindruck, daß sie nicht über das Blastula-Stadium hinausgekommen seien. In den gefärbten und aufgehellten Präparaten enthüllt sich dagegen sehr häufig ein den Proportionen des Ganzen angemessener Urdarm (Fig. 78). Auch kleine Dreistrahler in Ein- oder Zweizahl habe ich in einigen dieser Larven durch Behandlung mit Kalilauge zur Anschauung bringen können; da ich nur wenige Objekte darauf geprüft habe, kann ich nicht sagen, in welcher Häufigkeit sie vorkommen. Daß man im Leben nichts davon sieht, daran sind die trüben pathologischen Massen schuld, die alles umhüllen.

Die Wände dieser Larven zeigen einerlei Kerngröße, wie es ja bei ihrer Herkunft aus einer der 3 primären Blastomeren nicht anders zu erwarten ist.

So wenig über diese charakteristischen Bestandteile der Dreier-Zuchten zu sagen ist, so bedeutungsvoll sind sie doch für unsere Frage. Ist nur ein Drittel des Keimes pathologisch, so könnte man dies so erklären, daß die Ausgangszelle dieses Drittels zu wenig Chromatin besessen habe. Zwar lehrt die Untersuchung der gefärbten Präparate, daß die Kerne der nach innen verlagerten Zellen in manchen Fällen größer sind als die in der Wand verbliebenen. So finden wir es z. B. in der Larve der Fig. 43 (Taf. VII), wo die Kerne des kleinkernigen Wandbereichs viel kleiner sind als die pathologischen Kerne im Innern (Fig. 43b). Allein hier könnte der berechtigte Einwand erhoben werden, daß die pathologisch gewordenen Kerne einer früheren Zellengeneration angehören als die gesund gebliebenen und also eine größere Chromosomenzahl vortäuschen als sie wirklich besitzen.

Bei unseren jetzt betrachteten Objekten brauchen wir uns auf eine Erörterung dieser Verhältnisse gar nicht einzulassen. Denn 2 der 3 Kerne müssen bei simultaner Mehrteilung eines Triakaryon unter allen Umständen mehr als die zur Entwicklung nötige Mindestmenge von Chromatin erhalten. Und so ist durch die Larven mit zwei pathologischen Dritteln mit absoluter Sicherheit bewiesen, daß nicht ein zu geringer Chromatingehalt an dem pathologischen Zustand die Schuld trägt.



### X. Dreierkeime mit drei pathologischen Dritteln.

„Larven“ kann man von diesen Objekten nicht mehr sagen, wenigstens zu der Zeit nicht mehr, wo ihr Schicksal entschieden ist. Aber auch sie gehen aus ganz typisch aussehenden Blastulae hervor. Dann aber werden entweder ziemlich gleichzeitig oder nacheinander alle drei Drittel krank. Im letzteren Fall entstehen zunächst Stereoblastulae, die von denen des vorigen Abschnitts kaum zu unterscheiden sein dürften. Wird aber dann auch das letzte Drittel krank, womit es seinen epithelialen Charakter aufzugeben strebt, so entsteht ein Klumpen, der sich nach kürzerer oder längerer Zeit in seine Bestandteile auflöst. Erkrankten die drei Drittel ziemlich gleichzeitig, so tritt dieser Zerfall sehr rasch ein und man findet dann am Boden des Gefäßes die zerstreuten Trümmer.

Für diese Fälle, die unter den Dreiern viel weniger häufig sind als unter den Vierern, gilt in einer jeden Widerspruch ohne weiteres ausschließenden Weise das Gleiche, wie für die im vorigen Abschnitt besprochenen. Wenn es sich um ein Zuwenig an Chromatin handeln würde, wo sollte denn bei diesen Objekten das Chromatin hingekommen sein, nachdem doch das Ei so viel davon enthält, daß es für alle 3 Blastomeren doppelt ausreichen würde? In einem Drittel wenigstens müßte doch genug sein. So sind auch diese Fälle für unser Problem von größter Wichtigkeit.

### XI. Abnormitäten anderer Art.

In den vorausgehenden Rubriken sind, wie ich glaube, die unter den dispermen Dreierkeimen auftretenden Haupttypen alle enthalten. Neben ihnen kommen aber hie und da auch andere Gebilde vor, unter sich recht verschieden und schwer oder gar nicht zu deuten. Drei solche Objekte sind in Figg. 51—53 (Taf. VII) abgebildet. Die in Fig. 51 wiedergegebene Sphaerechinus-Larve (Versuch No. 10) war, als sie aus dem Zuchtschälchen herausgenommen wurde, schon sehr hinfällig und schrumpfte während des Zeichnens ganz zusammen. So enthält die Zeichnung nicht alles, was zu sehen war; besonders sind die Mesenchymzellen nicht alle eingetragen. Die Larve hatte die Form einer etwa eiförmigen Blase, deren Wand durch eine seichte Furche in einen größeren und einen kleineren Bereich abgeteilt war. Auch der Habitus der Wand war in diesen beiden Abschnitten verschieden, der kleinere Teil sah trüber und kränklicher aus. Es war keine Spur eines

Darmes vorhanden, dagegen ein tadellos gebildetes linkes Skelett, während das rechte völlig fehlte. Das gefärbte Objekt läßt erkennen, daß die Furche in der Wand mit einer Grenze verschieden-kerniger Bereiche zusammenfällt; der kleine leere Teil der Blase besitzt kleinere Kerne. Wir haben in ihm also das Derivat der einen  $\frac{1}{3}$ -Blastomere vor uns; der übrige Teil muß aus den beiden anderen stammen. Zieht man, wie es in Fig. 51 geschehen ist, die mutmaßliche Grenze, so würde der punktierte Kreis etwa den Bereich bezeichnen, der als Urdarm eingestülpt sein sollte.

Da sich diese Larve im gleichen Gefäß mit anderen entwickelte, die ganz typisch gastrulierten, kann nicht ein äußerer Grund für den Mangel des Darmes verantwortlich gemacht werden; und es liegt somit eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür vor, daß es Chromatinverteilungen gibt, welche keinem der drei Drittel die Fähigkeit zur Invagination gewähren. Diese Abnormität wäre dann hier noch damit kombiniert, daß ein Drittel zur Skelettbildung unfähig ist, wie wir dies ja im Abschnitt VI als ein nicht ganz seltenes Vorkommnis kennen gelernt haben.

Ich verweise hier einstweilen auf die Viererlarve der Fig. 65 (Taf. VIII), welche mit der besprochenen in dem Mangel des Darms und der einen Skelethälfte völlig übereinstimmt.

---

Gleichfalls darmlos ist die in Fig. 52 abgebildete Dreierlarve von *Strongylocentrotus* (Versuch vom 13. Jan. 1902), wenn auch vielleicht der nach außen ragende kurze Blindsack als Versuch zur Differenzierung eines Urdarms anzusehen ist. Die Larve ist weiterhin dadurch bemerkenswert, daß sie beiderseits zwei Dreistrahler besitzt.

---

Die Larve der Fig. 53 (Versuch No. 4) endlich ist dadurch merkwürdig, daß die eine Seite des invaginierten, aber abnorm kurzen Urdarms in einen nach außen gekehrten Bereich übergeht, der ganz den Charakter der Darmwand aufweist und auch den roten Pigmentsaum trägt, der dem Darm der *Strongylocentrotus*-Gastrula eigentümlich ist. Die Larve ist dabei sonderbar verzogen und asymmetrisch. Sie könnte so gedeutet werden, daß ein Larvendrittel zur Invagination unfähig war, wohl aber befähigt, den dazu bestimmten Teil histologisch richtig als Darmwand auszubilden. Doch muß man bei solchen Zuständen doch auch an die Möglichkeit anderer Störungen denken, wie denn überhaupt mit solchen ganz vereinzelt vorkommenden Fällen vorläufig nichts weiter zu machen ist.

## J. Die Entwicklung der simultan viergeteilten Eier.

Bei dieser Gruppe kann ich mich weit kürzer fassen als bei den dreiteiligen Eiern, erstens, weil fast alles Prinzipielle, das dort zu sagen war, für die Vierer in gleicher Weise gilt, und zweitens, weil die Zahl der interessanten Larven bei ihnen, trotz der größeren Zahl der gezüchteten Keime, äußerst gering ist. Um es gleich voranzustellen: nicht was aus den vierteiligen dispermen Eiern wird, ist an den gewonnenen Resultaten eigentlich das Wichtige, sondern der Prozentsatz, in dem normale, partiell-normale und pathologische Larven nebeneinander vorkommen.

Von sicher mehr als 1600 isolierten Simultanvierern wurden bei einigen Versuchen die Larven schon nach 24 Stunden abgetötet, bei anderen war die Zahl der isolierten Stücke nicht notiert worden. So mußten diese Zuchten bei der folgenden Uebersicht außer Betracht gelassen werden. Es bleiben noch 1293 gezählte Keime übrig, die sich so weit entwickeln durften, als ihre Fähigkeiten es zuließen. Sie verteilen sich auf 9 Zuchten.

No.	Datum	Species	Zahl der isolierten Stücke
1	23. Nov. 1901	Strongylocentrotus	6
2	6. Jan. 1902	"	17
3	13. " 1902	"	13
4	24. " 1902	Echinus	40
5	22. Febr. 1902	"	168
6	18. März 1902 (Vorm.)	"	374
7	18. " 1902 (Nachm.)	"	150 (mehr)
8	24. " 1902	Strongylocentrotus	415
9	9. April 1905	"	110
			Summa 1293

Zwei Beispiele, die man mit den oben (p. 78) für die Dreier angeführten vergleichen möge, werden zeigen, wie viel ungünstiger sich die Entwicklungsaussichten für die Vierer gestalten.

In der Echinuszucht vom 24. Januar 1902 (40 isolierte Stücke) wurden am 26. Januar gefunden:

- 1 alte partiell-pathologische Gastrula mit einseitig entwickeltem abnormen Skelett (Fig. 64, Taf. VIII),
- 20 Stereoblastulae, darunter 2 mit rudimentärem Urdarm (davon eine in Fig. 68, Taf. VIII wiedergegeben),
- die übrigen 19 Keime waren am 26. Januar bereits zerfallen.



Aus der Strongylocentrotus-Zucht vom 9. April 1905 (110 isolierte Stücke) gingen hervor:

- 1 völlig gesunder Pluteus (Fig. 75, Taf. IX), der nach seinen Kernverhältnissen aus einem Ei mit Doppelspindel hervorgegangen ist,
  - 1 gut gebildeter Jungpluteus mit großen pathologischen Zellen im Innern (Fig. 57, Taf. VIII),
  - 1 stark pathologischer Jungpluteus (Fig. 58),
  - 1 pathologische Gastrula mit großem und kleinem Dreistrahler,
  - 1 Gastrula, auf der einen Seite hell, hier mit halbem, wenn auch abnormem Mesenchymring und winzigem Skelettanfang, auf der anderen Seite, nach welcher der Urdarm verschoben ist, voll von pathologischen Elementen,
  - 1 pathologische Gastrula mit rudimentärem Urdarm,
  - 2 ähnliche,
  - 1 Larve ohne Darm, auf der einen Seite hell und mit ziemlich gut entwickelter Skelethälfte, auf der anderen Seite hochgradig pathologisch (Fig. 65),
  - 3 sehr pathologische kleine Stereogastrulae, die eine mit Skelettbeginn,
  - 3 Stereoblastulae mit rudimentärem Urdarm,
- die übrigen 95 Objekte ergaben Stereoblastulae ohne Darm, elende Klumpen und Zellenhaufen.

Aehnlich ungünstig, ja meist noch ungünstiger war das Resultat der übrigen Versuche. Die Zahl der Keime, die auf den Namen Pluteus Anspruch machen können, ist äußerst gering. Unter sicher mehr als 1500 Objekten waren nur 13 Plutei; 9 von diesen sind in Figg. 54—58, 60—63 (Taf. VIII) abgebildet; es sind darunter schon Objekte mitgezählt (Fig. 58), die kaum mehr den Namen Pluteus verdienen.

Von Interesse ist die Tatsache, daß die Entwicklungsaussichten der gekreuzten Vierer mindestens ebenso gut sind, als die der ebenen. Unter den 168 Vierern des Versuchs No. 5 (22. Febr. 1902) waren 45 ebene und 123 gekreuzte. Die ersteren ergaben einen Pluteus (Fig. 60), die letzteren drei, darunter den in Fig. 63 abgebildeten.

Sind nun die als Pluteus anzusprechenden Larven in den Viererzuchten überhaupt sehr spärlich vertreten, so reduziert sich ihre Zahl noch mehr, wenn wir nur die völlig gesunden ins Auge fassen. Solche fanden sich unter mehr als 1500 Keimen nur drei. Einer davon, bei weitem der beste (Fig. 75, Taf. IX), wird in dem Kapitel über die Doppelspindeleier beschrieben

werden, da seine Kernverhältnisse kaum bezweifeln lassen, daß er in jene Kategorie gehört und also aus der Rubrik der echten Tetrasterkeime auszuschneiden ist. Aber auch der Pluteus der Fig. 55 darf kaum mitgezählt werden. Er ist zwar in allen Teilen völlig gesund, aber im Vergleich mit anderen Larven der gleichen Zucht, z. B. derjenigen der Fig. 56, so klein, daß die Annahme kaum von der Hand zu weisen ist, daß er während der Entwicklung mindestens ein Viertel nach außen abgestoßen hat. So wäre dieses Objekt bereits unter die Rubrik der partiell-pathologischen zu stellen und es bliebe nur der Pluteus der Fig. 54 als unzweifelhafte Ganzlarve aus einem Ei des Tetrastertypus übrig. Dieser Pluteus ist von typischer Größe und völlig gesund, aber in Form und Skelett abnorm. Der Scheitel ist sehr niedrig und kuppelartig gerundet, der Mundlappen dagegen sehr lang; Analarme sind nicht ausgebildet. Das Skelett ist beiderseits krüppelhaft und verzerrt. Der sonst kurze Zwischenstab (*z*) ist, besonders rechts, sehr lang, die Mittelstäbe sind asymmetrisch, die Oralstäbe (*o*) verkümmert, die Analstäbe (*a*) in ganz abnormer Weise nach außen gerichtet, auf der rechten Seite in Zweizahl, auf der linken in Dreizahl vorhanden, die Scheitelstäbe (*s*) endlich zu kurzen Spießen verkümmert.

Die Larve läßt drei verschiedene Kerngrößen erkennen, wie in Fig. 54b zu sehen. Die kleinsten Kerne gehören dem Scheitel an und ziehen sich als mittlerer Streifen auf der Vorderwand bis zur Mundlappenkante. Die Grenze ist nicht überall klar und die roten Grenzlinien in Fig. 54a sind daher etwas schematisch. Auf der rechten Seite schließt sich ein Bereich mittelgroßer Kerne an, während die linke Seite und das Mundfeld die größten Kerne enthalten, zwischen denen kaum Unterschiede nachzuweisen sind. Durch graue Linien ist die mutmaßliche Abgrenzung dieser Bezirke eingetragen.

Nach den Kerngrößen wäre (unter der Annahme, daß jeder Vorkern 18 Chromosomen enthält, die in Fig. LIXa gezeichnete numerische Verteilung möglich, die aus der in Fig. LIXb dargestellten Anordnung hervorgehen könnte. In Fig. LX ist eine Konstellation der Vorkerne gezeichnet, welche zu dieser Anordnung führen und einer jeden der 4 primären Blastomeren alle Chromosomenarten vermitteln würde.

Es ist jedoch fraglich, ob in unserem Keim alle 4 Blastomeren in ihrem Chromatinbestand normal waren. Die Grenzlinien des kleinkernigen Viertels treffen nämlich ziemlich gut

mit den Stellen zusammen, wo die Scheitelstäbe ihr Ende finden. So wäre es denkbar, daß wir hier einen Fall vor uns haben, wie sie uns bei den Dreiern mehrfach begegnet sind, wo der von einer



Fig. LIX.

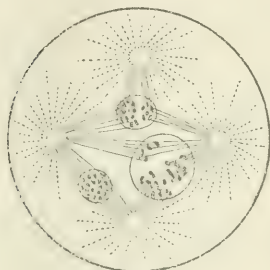


Fig. LX.

Blastomere abstammende Bereich zu Skelettbildung unfähig ist. Hinsichtlich der Erklärung dieses Defektes verweise ich auf das oben (p. 126) Ausgeführte.

Wie wir nun unter den Dreiern neben völlig normalen Larven solche mit einem oder zwei pathologischen Dritteln angetroffen haben, so gibt es auch bei den Vierern partiell-pathologische Larven verschiedenen Grades; und alle Larven, die mir vorgekommen sind, außer den drei bereits besprochenen, sind von solcher Art.

Ob ein Viertel oder zwei Viertel in Gestalt pathologischer Massen abgestoßen worden sind, ist nicht immer leicht zu entscheiden. Doch sind die Plutei der Figg. 56, 60, 61, 62 und 63 jedenfalls als solche mit einem pathologischen Viertel anzusehen. Die einzige von diesen Larven, die auf Grund ihrer Kernverhältnisse eine genauere Analyse erlaubt, ist die der Fig. 60. Es ist ein Pluteus, der (Fig. 60a) in Scheitelansicht wiedergegeben werden



mußte, da seine Gestalt nicht erlaubte, ihn länger als auf einige Sekunden in der Ansicht von vorn oder hinten festzuhalten. Wie er etwa von hier aussieht, zeigt die ohne Zeichenapparat entworfene Skizze der Fig. 60 b. Der Darm ist schwach, aber normal gegliedert, die Mundbucht angelegt. Das Skelett zeigt sich beiderseits ganz typisch ausgebildet, ist aber links bedeutend schwächer als rechts.

Die Larve läßt nach der Kerngröße drei Bezirke unterscheiden. Der kleinkernige ist auf allen Seiten gut abgrenzbar; er nimmt, wie die rote Linie zeigt, die rechte Hälfte der Oberseite ein und greift noch ein Stück weit auf die Mundseite über. Diese selbst enthält die größten Kerne und ist von dem Bereich der mittelgroßen Kerne, der zu dem kleinkernigen ungefähr symmetrisch stehen dürfte, nicht sicher abzugrenzen. In Fig. 60 d sind Kerne aus vergleichbaren Stellen der drei Bezirke wiedergegeben, dazu auch noch einige Kerne aus der pathologischen Ansammlung im Innern, die ohne Zweifel das vierte Viertel repräsentiert.

Diese nach innen abgestoßenen Elemente liegen zum größten Teil über dem Darm, und es ist daraus mit Sicherheit zu schließen, daß dieses Viertel dort eingeschaltet war, wo jetzt, ziemlich genau in der Medianebene, der Bezirk der kleinen und der mittleren Kerne zusammenstoßen. Diese Grenze ist daher in Fig. 60 a durch eine rote Doppellinie bezeichnet. Ohne Zweifel trägt die Ausschaltung desjenigen Viertels, welches berufen war, den Scheitel zu bilden, die Hauptschuld daran, daß die Larve so niedrig, förmlich abgestutzt ist, wie Fig. 60 b es zeigt.

In Fig. 60 c ist ein Stück der Scheitelfläche, welches die Grenze der beiden hier zusammenstoßenden Kernbezirke enthält, gezeichnet. Man sieht, daß an dieser Grenze einige abnorm große Kerne eingeschaltet sind, über deren Herkunft ich keine Angabe machen kann. Undenkbar wäre es nach ihrer Größe nicht, daß sie sich bei den Verschiebungen, die bei Abstoßung des Scheitelviertels eingetreten sein müssen, von dem unteren Viertel hierher verirrt haben.

Die pathologischen Zellen im Innern haben sich, nach ihrer Größe zu urteilen, schon ziemlich frühzeitig aus dem Verband der gesunden Zellen gelöst; damit dürfte, wie dies auch oben für die Dreier mit einem pathologischen Drittel hervorgehoben worden ist, die ziemlich typische Ausbildung der Larve zusammenhängen.

---

Fast normal ist der Echinus-Pluteus der Fig. 62 (Versuch No. 7) in seiner rechten Hälfte gebildet, wogegen die linke verkümmert ist und ein krüppelhaftes Skelett besitzt. Die Larve

erinnert auffallend an die oben (p. 128) beschriebenen Dreierplutei mit einer normalen und einer verkümmerten Hälfte; nur daß diese letzteren völlig gesund sind, während sich bei unserer Viererlarve ziemlich große äußerst chromatinarme Zellen im Innern finden. Die Larve hat im Scheitel etwas kleinere Kerne als in den übrigen Teilen; doch sind die Unterschiede zu gering, um eine Abgrenzung einzelner Larvenbezirke zu erlauben.

Ebensowenig war mir eine solche Abgrenzung in den Larven der Figg. 61 und 63 möglich, obgleich auch hier unzweifelhafte Kernverschiedenheiten vorhanden sind. Die Larven der Figg. 57 und 58 dagegen zeigen in ihren gesunden Teilen lauter gleich große Kerne. Die der Fig. 57 enthält sehr große Furchungszellen, also ungewöhnlich frühzeitig abgestoßenes Material, womit wieder ihre sehr typische Ausbildung zusammenhängen dürfte.

Ein bereits hochgradig abnormes Produkt ist die Echinuslarve der Fig. 65 (Versuch No. 9). Sie erinnert in dem Mangel des Darmes und dem Fehlen der einen Skeletthälfte bei ziemlich guter Entwicklung der anderen Hälfte an die in Fig. 51 (Taf. VII) abgebildete Dreierlarve. Die Wand läßt drei verschiedene Kerngrößen unterscheiden. Das Skelett scheint in ganzer Ausdehnung dem Bereich der kleinsten Kerne anzugehören. Ein Viertel wird offenbar durch die nach innen getretenen pathologischen Massen repräsentiert, die sehr chromatinarm sind. Die eingezogene Stelle auf der rechten Seite dürfte wohl von dem Austritt dieser Elemente herrühren. Auch der Bezirk der mittelgroßen Kerne ist im Begriff, krank zu werden und hat bereits Elemente nach innen abgegeben.

Ein ähnliches pathologisches Objekt, jedoch mit Darm, ist das der Fig. 64 (Echinus, Versuch No. 4), wo gleichfalls das Skelett nur auf der einen Seite entwickelt ist, überdies in stark abnormer Weise. Es besteht aus drei selbständigen Stücken, die, wie die Seitenansicht (Fig. 64b) lehrt, sich einigermaßen auf die normalen Skelettstäbe beziehen lassen. An dieser Larve lassen sich, dank starker Verschiedenheiten der Kerngröße, die vier Viertel deutlich unterscheiden, wenn auch nicht klar abgrenzen. Der Scheitel enthält die kleinsten Kerne, ihm steht ein Viertel mit etwas größeren Kernen diagonal gegenüber; zwei Bereiche mit erheblich größeren Kernen bilden die rechte und linke Seite der Larve und von diesen ist das linke zum großen Teil schon nach innen getreten. Man erkennt in der Ansicht von hinten (Fig. 64a), daß auf dieser Seite aus der Darmwand gerade Zellen austreten.

Als typische  $\frac{1}{2}$ -Larve führe ich die der Fig. 66 an (Strongylocentrotus, Versuch No. 2). Es ist eine stark mit pathologischen Elementen angefüllte Gastrula, von der Urmundseite dargestellt. Links enthält sie einen sehr kleinen, rechts einen etwas größeren Dreistrahler. Die gesunde Wand zeigt in scharfem Gegensatz zwei verschiedene Kerngrößen, deren Grenze in der Figur angegeben ist. Der rechte untere Bereich enthält die großen Kerne. Auf der vegetativen Seite überwiegt er über den kleinkernigen Bezirk so stark, daß dieser nur mit einem ganz kleinen Teil an der Begrenzung des Urmunds teilnimmt. Jeder Dreistrahler gehört einem anderen Larvenbezirk an. Ob die beiden pathologischen Viertel nebeneinander gelegen waren oder opponiert, läßt sich nicht entscheiden.

Die Gastrula der Fig. 67 mit einseitig entwickeltem Skelett dürfte gleichfalls in die Kategorie der  $\frac{1}{2}$ -Larven gehören.

Relativ häufig sind in den Zuchten von dispermen Simultanvierern mehr oder minder rudimentäre Gastrulae mit kurzem Urdarm von der Größe der in Fig. 68 abgebildeten Larve (Echinus, Versuch No. 4). Sie sind aufs dichteste mit pathologischen Massen vollgepfropft und zeigen in der Wand Kerne von einerlei Größe. Es sind dies ohne Zweifel Larven, bei denen drei der vier Viertel pathologisch geworden sind und ein einziges gesundes sich so weit entwickelt hat, als es die störenden Massen im Innern zulassen. Damit stimmt auch, daß diese Objekte ungefähr so groß sind, wie die aus isolierten  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren gezüchteten Gastrulae. Man vergleiche die bei gleicher Vergrößerung gezeichnete  $\frac{1}{4}$ -Gastrula der Fig. 7 (Taf. I).

Noch deutlicher als an den Dreierlarven läßt sich an den Viererlarven erkennen, daß nicht nur ein Gegensatz von „gesund“ und „krank“ zu unterscheiden ist, sondern daß es dazwischen noch verschiedene Abstufungen gibt, auf denen ein Larvenbereich zwar nach der Beschaffenheit seiner Zellen gesund erscheint, aber doch die normalen Funktionen, speziell die der Skelettbildung, nicht oder wenigstens nicht richtig auszuüben vermag. Es ist mir jedoch nicht möglich, diese Fälle unter bestimmte Rubriken einzureihen, zu entscheiden, wie weit es sich hier um originale Defekte des in Betracht kommenden Viertels oder um Störungen durch die Zusammenfügung verschiedenartiger Bereiche oder infolge der hemmenden Wirkung der nach innen verlagerten Teile handelt.



## K. Die Ueberlegenheit der Dreier über die Vierer und die Wahrscheinlichkeit günstiger und ungünstiger Chromatinverteilung bei beiden Typen.

In meiner ersten Mitteilung über die Entwicklung dispermer Seeigeleier (22) habe ich die Ergebnisse einer Wahrscheinlichkeitsberechnung mitgeteilt, durch welche ich zu bestimmen gesucht hatte, in welchem Prozentsatz bei Dreiern und Vierern sämtliche primäre Blastomeren alle Arten von Chromosomen erhalten. Das Resultat war für die Dreier 4 Proz., für die Vierer 0,0026 Proz. Dabei waren für jeden Vorkern 9 verschiedene Chromosomen<sup>1)</sup> angenommen worden, sowie weiterhin, daß jedem Chromosoma des einen Kernes ein bestimmtes in jedem anderen entspricht. Bei dem Ansatz waren die drei homologen Chromosomen nicht unterschieden worden, ebensowenig die 3 oder 4 Pole der mitotischen Figur; mit anderen Worten: es waren nur die verschiedenen Positionsmöglichkeiten berücksichtigt, nicht aber alle überhaupt möglichen Fälle. Im Gespräch mit meinem Freund und Kollegen Prof. W. WIEN erfuhr ich später, daß die letztere Art der Berechnung etwas andere Resultate liefern würde und die richtigere sei<sup>2)</sup>, daß aber unter so komplizierten Umständen, wie sie sich hierbei für unsere Frage ergeben würden, der Berechnung ein anderes Verfahren vorzuziehen sei, nämlich eine experimentelle Nachahmung der in der Natur gegebenen Verhältnisse.

Zum Zweck einer solchen Nachahmung wandte ich folgendes Verfahren an<sup>3)</sup>. Jedes Chromosoma ist durch eine kleine Holzkugel repräsentiert. Wird die Zahl 18 für jeden Vorkern zu Grunde gelegt, so sind zur Darstellung der Verhältnisse in einem dispermen Ei 54 Kugeln notwendig. Die Kugeln eines jeden Vorkerns sind mit den Zahlen 1—18 bezeichnet; es gibt also drei Kugeln 1, drei Kugeln 2 etc. Diese 54 Kugeln werden in einem Becher gemischt und dann auf eine kreisrunde, mit einem Rand

---

1) Diese Zahl kommt neben der Zahl 18 bei Echinus vor (vergl. 27, p. 44/45).

2) Vergl. hierzu auch H. POINCARÉ, Wissenschaft und Hypothese. Uebersetzt von F. und L. LINDEMANN, Leipzig 1904 (p. XV und 185).

3) Die Ergebnisse dieser Nachahmungsversuche sind bereits in einem kleinen Aufsatz über Doppelbefruchtung (29) mitgeteilt worden.

versehene horizontale Platte ausgegossen, die, um das zu starke Rollen der Kugeln zu vermeiden, mit Tuch überzogen ist. Nun wird im Fall der Nachahmung einer 4-poligen Figur ein aus zwei dünnen Leisten zusammengefügtes Kreuz auf die Platte gesetzt, welches den Kreis in 4 Quadranten zerlegt (Fig. LXI). Auf diese Weise werden die 54 Kugeln auf 4 Gruppen verteilt, welche den 4 Aequatorialplatten des Tetrasters entsprechen.

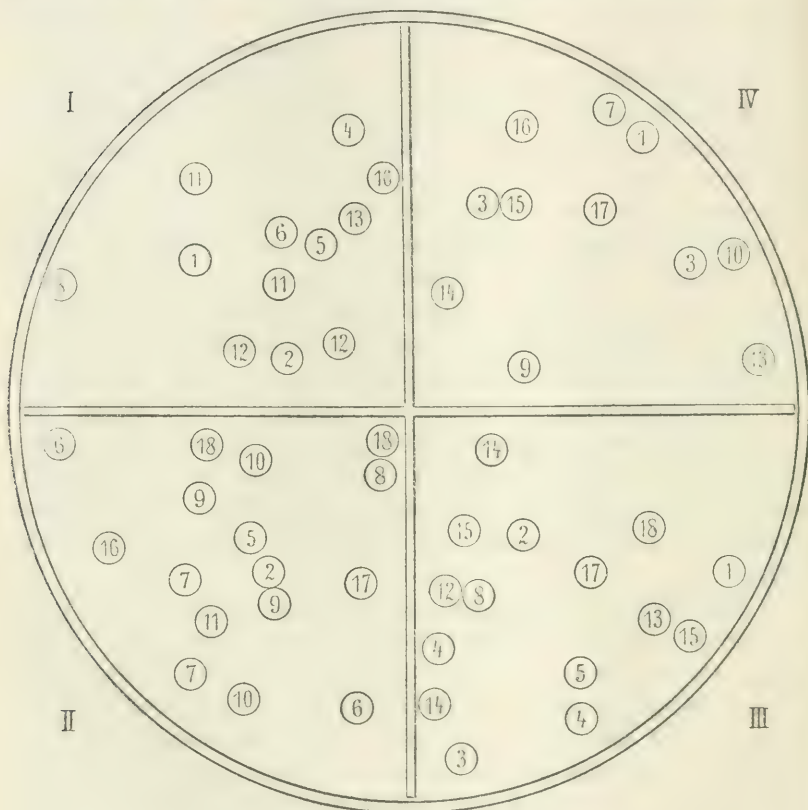


Fig. LXI.

Um nun die Art der Verteilung in jedem Fall möglichst rasch zu übersehen, werden die Kugeln auf ein Zählbrett (Fig. LXII) übertragen. Dieses Brett enthält, den 4 Aequatorialplatten entsprechend, 4 Kolumnen (I, II, III, IV), deren jede aus 18 Reihen von je drei halbkugeligen Vertiefungen besteht, in welche die Kugeln hineinpassen. In jede Kolumne werden die Kugeln eines

der 4 Quadranten übertragen, in der Weise, daß die Kugeln 1 in die Reihe 1 zu liegen kommen u. s. w.

So ergibt sich aus der in Fig. LXI angenommenen Verteilung die in Fig. LXII wiedergegebene Anordnung, die nun registriert wird. Da die Verteilung der Chromosomen auf die 4 Blastomeren

	I	II	III	IV
1	(1) ○ ○	○ ○ ○	(1) ○ ○	(1) ○ ○
2	(2) ○ ○	(2) ○ ○	(2) ○ ○	○ ○ ○
3	○ ○ ○	○ ○ ○	(3) ○ ○	(3) (3) ○
4	(4) ○ ○	○ ○ ○	(4) (4) ○	○ ○ ○
5	(5) ○ ○	(5) ○ ○	(5) ○ ○	○ ○ ○
6	(6) ○ ○	(6) (6) ○	○ ○ ○	○ ○ ○
7	○ ○ ○	(7) (7) ○	○ ○ ○	(7) ○ ○
8	(8) ○ ○	(8) ○ ○	(8) ○ ○	○ ○ ○
9	○ ○ ○	(9) (9) ○	○ ○ ○	(9) ○ ○
10	○ ○ ○	(10) (10) ○	○ ○ ○	(10) ○ ○
11	(11) (11) ○	(11) ○ ○	○ ○ ○	○ ○ ○
12	(12) (12) ○	○ ○ ○	(12) ○ ○	○ ○ ○
13	(13) ○ ○	○ ○ ○	(13) ○ ○	(13) ○ ○
14	○ ○ ○	○ ○ ○	(14) (14) ○	(14) ○ ○
15	○ ○ ○	○ ○ ○	(15) (15) ○	(15) ○ ○
16	(16) ○ ○	(16) ○ ○	○ ○ ○	(16) ○ ○
17	○ ○ ○	(17) ○ ○	(17) ○ ○	(17) ○ ○
18	○ ○ ○	(18) (18) ○	(18) ○ ○	○ ○ ○

Fig. LXII.

in der Weise geschieht, daß — beim regulären Tetraster — jede Blastomere ihre Chromosomen aus zwei in einer Ecke zusammenstoßenden Spindeln bezieht, müssen nun bei unserer Nachahmung des natürlichen Verlaufs die Kugeln jeder Kolumne mit der der nächsten zu einer Gruppe vereinigt werden, also I mit II, II mit III, III mit IV, IV mit I.



Der aus Fig. LXI und LXII abzuleitende Chromosomenbestand der vier primären Blastomeren ist in folgender Tabelle dargestellt:

Blastomere A kombiniert aus I und II	Blastomere B kombiniert aus II und III	Blastomere C kombiniert aus III und IV	Blastomere D kombiniert aus IV und I
1	1	1, 1	1, 1
2, 2	2, 2	2	2
—	3	3, 3, 3	3, 3
4	4, 4	4, 4	4
5, 5	5, 5	5	5
6, 6, 6	6, 6	—	6
7, 7	7, 7	7	7
8, 8	8, 8	8	8
9, 9	9, 9	9	9
10, 10	10, 10	10	10
11, 11, 11	11	—	11, 11
12, 12	12	12	12, 12
13	13	13, 13	13, 13
—	14, 14	14, 14, 14	14
—	15, 15	15, 15, 15	15
16, 16	16	16	16, 16
17	17, 17	17, 17	17
18, 18	18, 18, 18	18	—
28 Stück	31 Stück	26 Stück	23 Stück

Die so erhaltenen Tabellen stellen das definitive Ergebnis dar; sie sind sehr leicht zu kontrollieren, indem jede Querreihe die betreffende Zahl sechs Mal aufweisen und die Gesamtsumme stets 108 betragen muß.

Man ersieht aus der Tabelle sofort, welche Chromosomenarten in den einzelnen Blastomeren fehlen. In unserem Fall sind nur in der Blastomere B alle Chromosomenarten vertreten; ein solches Objekt wird nach den im Kapitel G aufgestellten Gesichtspunkten als  $\frac{1}{4}$ -normal bezeichnet.

Ganz entsprechend geschieht die Nachahmung der Dreier; statt in vier wird die kreisförmige Platte in drei gleiche Teile geteilt und nun werden wieder je zwei der hierdurch gebildeten Gruppen zu einer vereinigt.

In dieser Weise wurden 200 Dreier- und 100 Viererversuche ausgeführt. Die Ergebnisse der Dreierversuche sind in der Reihenfolge, in der sie gewonnen worden sind, nachstehend aufgeführt. Die „ganz normalen“ und die „ganz pathologischen“ Fälle sind durch gesperrten Druck hervorgehoben.

1.  $\frac{2}{3}$  normal
2.  $\frac{1}{3}$  "
3.  $\frac{1}{3}$  "
4.  $\frac{2}{3}$  "
5.  $\frac{2}{3}$  "
6.  $\frac{2}{3}$  "
7.  $\frac{2}{3}$  "
8.  $\frac{1}{3}$  "
9. ganz normal
10.  $\frac{1}{3}$  normal
11.  $\frac{2}{3}$  "
12.  $\frac{1}{3}$  "
13.  $\frac{1}{3}$  "
14.  $\frac{2}{3}$  "
15.  $\frac{2}{3}$  "
16.  $\frac{2}{3}$  "
17.  $\frac{1}{3}$  "
18. ganz patho-  
logisch
19.  $\frac{2}{3}$  normal
20.  $\frac{2}{3}$  "
21.  $\frac{2}{3}$  "
22. ganz patho-  
logisch
23.  $\frac{2}{3}$  normal
24. ganz normal
25. ganz normal
26.  $\frac{2}{3}$  normal
27.  $\frac{2}{3}$  "
28.  $\frac{2}{3}$  "
29. alle normal
30.  $\frac{2}{3}$  normal
31.  $\frac{1}{3}$  "
32.  $\frac{2}{3}$  "
33.  $\frac{1}{3}$  "
34.  $\frac{2}{3}$  "
35. ganz patho-  
logisch
36.  $\frac{1}{3}$  normal
37.  $\frac{1}{3}$  "
38.  $\frac{2}{3}$  "
39.  $\frac{1}{3}$  "
40.  $\frac{1}{3}$  "
41. ganz patho-  
logisch
42.  $\frac{1}{3}$  normal
43. ganz normal
44.  $\frac{1}{3}$  normal
45. ganz normal
46.  $\frac{2}{3}$  normal
47. ganz patho-  
logisch
48.  $\frac{1}{3}$  normal
49.  $\frac{2}{3}$  "
50.  $\frac{2}{3}$  "
51.  $\frac{2}{3}$  "
52.  $\frac{2}{3}$  "
53. ganz normal
54.  $\frac{1}{3}$  normal
55.  $\frac{1}{3}$  "
56.  $\frac{1}{3}$  "
57. ganz patho-  
logisch
58.  $\frac{1}{3}$  normal
59.  $\frac{2}{3}$  "
60.  $\frac{2}{3}$  "
61.  $\frac{1}{3}$  "
62. ganz patho-  
logisch
63.  $\frac{1}{3}$  normal
64.  $\frac{1}{3}$  "
65.  $\frac{2}{3}$  "
66.  $\frac{2}{3}$  "
67. ganz normal
68.  $\frac{1}{3}$  normal
69.  $\frac{2}{3}$  "
70.  $\frac{2}{3}$  "
71.  $\frac{2}{3}$  "
72.  $\frac{1}{3}$  "
73.  $\frac{2}{3}$  "
74.  $\frac{1}{3}$  "
75.  $\frac{1}{3}$  "
76.  $\frac{1}{3}$  "
77.  $\frac{2}{3}$  "
78.  $\frac{2}{3}$  "
79.  $\frac{2}{3}$  "
80.  $\frac{1}{3}$  "
81.  $\frac{2}{3}$  "
82.  $\frac{2}{3}$  "
83. ganz normal
84.  $\frac{2}{3}$  normal
85. ganz normal
86. ganz normal
87.  $\frac{2}{3}$  normal
88.  $\frac{2}{3}$  "
89. ganz patho-  
logisch
90.  $\frac{2}{3}$  normal
91. ganz patho-  
logisch
92.  $\frac{2}{3}$  normal
93.  $\frac{2}{3}$  "
94.  $\frac{2}{3}$  "
95. ganz normal
96.  $\frac{2}{3}$  normal
97.  $\frac{1}{3}$  "
98.  $\frac{1}{3}$  "
99. ganz patho-  
logisch
100.  $\frac{2}{3}$  normal
101.  $\frac{1}{3}$  "
102. ganz patho-  
logisch
103. ganz patho-  
logisch
104.  $\frac{1}{3}$  normal
105.  $\frac{1}{3}$  "
106.  $\frac{2}{3}$  "
107. ganz patho-  
logisch
108.  $\frac{2}{3}$  normal
109.  $\frac{1}{3}$  "
110.  $\frac{2}{3}$  "
111.  $\frac{2}{3}$  "
112.  $\frac{1}{3}$  "
113.  $\frac{2}{3}$  "
114. ganz normal
115.  $\frac{1}{3}$  normal
116. ganz normal
117.  $\frac{1}{3}$  normal
118.  $\frac{1}{3}$  "
119.  $\frac{2}{3}$  "
120.  $\frac{2}{3}$  "
121.  $\frac{1}{3}$  "
122.  $\frac{1}{3}$  "
123.  $\frac{2}{3}$  "
124.  $\frac{1}{3}$  "
125.  $\frac{2}{3}$  "
126.  $\frac{2}{3}$  "
127. ganz normal
128.  $\frac{2}{3}$  normal
129.  $\frac{2}{3}$  "
130.  $\frac{1}{3}$  "
131.  $\frac{2}{3}$  "
132.  $\frac{2}{3}$  "
133.  $\frac{2}{3}$  "
134.  $\frac{1}{3}$  "

135. $\frac{1}{3}$ normal	158. $\frac{1}{3}$ normal	181. $\frac{2}{3}$ normal
136. $\frac{2}{3}$ "	159. $\frac{1}{3}$ "	182. $\frac{1}{3}$ "
137. $\frac{2}{3}$ "	160. $\frac{2}{3}$ "	183. $\frac{1}{3}$ "
138. $\frac{1}{3}$ "	161. $\frac{2}{3}$ "	184. ganz patho-
139. $\frac{2}{3}$ "	162. $\frac{1}{3}$ "	logisch
140. ganz patho-	163. $\frac{2}{3}$ "	185. $\frac{1}{3}$ normal
logisch	164. $\frac{1}{3}$ "	186. ganz normal
141. $\frac{1}{3}$ normal	165. ganz patho-	187. $\frac{2}{3}$ normal
142. $\frac{1}{3}$ "	logisch	188. $\frac{2}{3}$ "
143. ganz normal	166. $\frac{1}{3}$ normal	189. ganz patho-
144. $\frac{2}{3}$ normal	167. $\frac{2}{3}$ "	logisch
145. $\frac{1}{3}$ "	168. ganz normal	190. ganz patho-
146. $\frac{1}{3}$ "	169. $\frac{1}{3}$ normal	logisch
147. $\frac{1}{3}$ "	170. ganz normal	191. $\frac{2}{3}$ normal
148. $\frac{2}{3}$ "	171. $\frac{1}{3}$ normal	192. $\frac{2}{3}$ "
149. ganz normal	172. $\frac{2}{3}$ "	193. ganz normal
150. $\frac{2}{3}$ normal	173. $\frac{2}{3}$ "	194. $\frac{2}{3}$ normal
151. $\frac{1}{3}$ "	174. $\frac{1}{3}$ "	195. $\frac{2}{3}$ "
152. ganz patho-	175. $\frac{2}{3}$ "	196. $\frac{1}{3}$ "
logisch	176. $\frac{1}{3}$ normal	197. $\frac{1}{3}$ "
153. ganz patho-	177. ganz patho-	198. ganz patho-
logisch	logisch	logisch
154. $\frac{1}{3}$ normal	178. ganz patho-	199. $\frac{1}{3}$ normal
155. $\frac{2}{3}$ "	logisch	200. ganz normal
156. $\frac{2}{3}$ "	179. $\frac{2}{3}$ normal	
157. $\frac{1}{3}$ "	180. $\frac{2}{3}$ "	

Es finden sich darunter:

ganz normal	22 = ca. 11 Proz.
$\frac{2}{3}$ normal	84 = " 42 "
$\frac{1}{3}$ normal	71 = " 36 "
ganz pathologisch	23 = " 11 "

Es ist beachtenswert, wie auffallend sich das Prozentverhältnis der einzelnen Fälle durch den ganzen Versuch gleichbleibt. So würde es sich jedenfalls auch bei höheren Zahlen nicht wesentlich ändern.

Die 100 Viererversuche ergaben folgendes Resultat:

1. $\frac{1}{4}$ normal	12. ganz pathologisch
2. $\frac{1}{4}$ "	13. ganz pathologisch
3. ganz pathologisch	14. $\frac{2}{4}$ normal
4. $\frac{2}{4}$ normal	15. $\frac{1}{4}$ "
5. $\frac{1}{4}$ "	16. ganz pathologisch
6. $\frac{1}{4}$ "	17. $\frac{1}{4}$ normal
7. ganz pathologisch	18. ganz pathologisch
8. ganz pathologisch	19. $\frac{1}{4}$ normal
9. ganz pathologisch	20. ganz pathologisch
10. ganz pathologisch	21. $\frac{1}{4}$ normal
11. $\frac{1}{4}$ normal	22. $\frac{1}{4}$ "



23. ganz pathologisch	62. $\frac{1}{4}$ normal
24. $\frac{1}{4}$ normal	63. ganz pathologisch
25. ganz pathologisch	64. ganz pathologisch
26. ganz pathologisch	65. ganz pathologisch
27. ganz pathologisch	66. $\frac{1}{4}$ normal
28. ganz pathologisch	67. ganz pathologisch
29. ganz pathologisch	68. ganz pathologisch
30. $\frac{1}{4}$ normal	69. ganz pathologisch
31. $\frac{1}{4}$ "	70. ganz pathologisch
32. ganz pathologisch	71. ganz pathologisch
33. ganz pathologisch	72. ganz pathologisch
34. $\frac{1}{4}$ normal	73. ganz pathologisch
35. $\frac{1}{4}$ "	74. ganz pathologisch
36. $\frac{1}{4}$ "	75. ganz pathologisch
37. ganz pathologisch	76. $\frac{1}{4}$ normal
38. ganz pathologisch	77. $\frac{1}{4}$ "
39. $\frac{1}{4}$ normal	78. $\frac{1}{4}$ "
40. ganz pathologisch	79. $\frac{1}{4}$ "
41. ganz pathologisch	80. $\frac{1}{4}$ "
42. ganz pathologisch	81. ganz pathologisch
43. $\frac{1}{4}$ normal	82. $\frac{1}{4}$ normal
44. ganz pathologisch	83. ganz pathologisch
45. ganz pathologisch	84. ganz pathologisch
46. ganz pathologisch	85. ganz pathologisch
47. $\frac{1}{4}$ normal	86. $\frac{1}{4}$ normal
48. $\frac{1}{4}$ "	87. ganz pathologisch
49. ganz pathologisch	88. ganz pathologisch
50. ganz pathologisch	89. ganz pathologisch
51. ganz pathologisch	90. ganz pathologisch
52. ganz pathologisch	91. ganz pathologisch
53. ganz pathologisch	92. $\frac{1}{4}$ normal
54. ganz pathologisch	93. ganz pathologisch
55. $\frac{1}{4}$ normal	94. ganz pathologisch
56. ganz pathologisch	95. ganz pathologisch
57. ganz pathologisch	96. $\frac{1}{4}$ normal
58. ganz pathologisch	97. $\frac{1}{4}$ "
59. ganz pathologisch	98. ganz pathologisch
60. ganz pathologisch	99. ganz pathologisch
61. ganz pathologisch	100. $\frac{1}{4}$ normal

Es finden sich darunter:

ganz normal	0 Proz.
$\frac{3}{4}$ normal	0 "
$\frac{2}{4}$ "	2 "
$\frac{1}{4}$ "	34 "
ganz pathologisch	64 "

Auch hier ist von einer weiteren Ausdehnung der Versuche kaum eine wesentliche Aenderung des Resultats zu erwarten, speziell

nach der uns besonders interessierenden „normalen“ Seite. Nachdem schon die Rubrik  $\frac{2}{4}$ -normal mit nur 2 unter 100 Fällen vertreten ist, kann auf das Vorkommen von  $\frac{3}{4}$ -normal oder gar ganz normal überhaupt nicht gerechnet werden.

Wir haben nun zu untersuchen, wie weit diese Versuche und ihre Resultate den wirklichen Verhältnissen entsprechen. Das Schütteln der Kugeln im Becher ahmt die wahllose Mischung der Chromosomen in einem einheitlichen ersten Furchungskern nach, das Ausgießen auf die Platte und das Abteilen in 3 oder 4 Gruppen entspricht der zufälligen Einordnung der Chromosomen in die 3 oder 4 Äquatorialplatten.

Für die Vierer ist zu bemerken, daß in der Nachahmung nur solche Fälle angenommen sind, bei denen 4 Spindeln in den vier Seiten des Vierecks entwickelt sind, während in der Natur neben diesen Figuren recht häufig, vielleicht sogar häufiger, auch solche mit einer diagonalen, ja als Seltenheit sogar solche mit 2 diagonalen Spindeln vorkommen. Die Wahrscheinlichkeit günstiger und ungünstiger Verteilung kann jedoch dadurch kaum berührt werden. Für die Dreier entsprechen sich Natur und Nachahmung in dieser Hinsicht vollkommen.

Ein zweiter Punkt betrifft die relative Mengenverteilung der Chromosomen auf die einzelnen Blastomeren. Die Durchschnittszahl einer jeden primären Blastomere ist für die dispermen Dreier 36, für die Vierer 27. Die Kernverhältnisse der dispermen Larven haben uns nun gelehrt, daß die tatsächliche Verteilung von diesem Mittel erheblich abweichen kann. Bei den Nachahmungen wurden sehr extreme Fälle durch möglichst gleichmäßiges Ausgießen der Kugeln vermieden. Doch zeigen sich auch hier nicht unbeträchtliche Differenzen, wofür einige Beispiele angeführt seien. Die ersten vier Dreierversuche ergaben für die 3 primären Blastomeren die Zahlen:

35, 42, 31,  
39, 36, 33,  
35, 39, 34,  
42, 39, 27.

Bei den ersten vier Viererversuchen erschienen die Zahlen:

33, 23, 21, 31,  
31, 29, 23, 25,  
25, 22, 29, 32,  
32, 27, 22, 27.

Immerhin ist nicht zu bezweifeln, daß die zahlenmäßige Verteilung in der Nachahmung gleichmäßiger ist als in der Natur.

Noch wichtiger ist ein anderer Unterschied, den wir zwischen Natur und Nachahmung annehmen müssen. Die Nachahmung arbeitet stets mit völlig wahlloser Mischung aller Chromosomen. In der Natur dagegen werden in manchen Fällen bei der Bildung des ersten Furchungskerns die Chromosomen eines jeden Vorkerns unter sich enger benachbart bleiben, wodurch sich die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß sie in die gleiche Spindel eintreten. Noch günstiger gestalten sich die Verhältnisse, wenn der eine Spermakern ganz selbständig bleibt, wie wir dies für einige der besonders gut entwickelten Dreierplutei als höchst wahrscheinlich annehmen mußten (vergl. p. 101 und 130).

Vergleichen wir nun die Prozentverhältnisse normaler und pathologischer Larven unserer Dispermie-Zuchten mit den Ergebnissen der Wahrscheinlichkeitsversuche, so haben wir für die Dreier 8 Proz. völlig gesunder Plutei gefunden (p. 80). Die Wahrscheinlichkeit, daß jede primäre Blastomere alle 18 Chromosomenarten in mindestens einem Repräsentanten erhält, hat sich (p. 154) als 11 Proz. ergeben. Die Nachahmung stellt sich also etwas günstiger heraus, obgleich eher das Umgekehrte zu erwarten wäre. Denn nach dem eben Gesagten liegt den Wahrscheinlichkeitsversuchen wahllose Mischung aller Chromosomen zu Grunde, wogegen unter den gezüchteten Dreiern, wie kaum bezweifelt werden kann, solche sind, bei denen die Chromosomen in nahezu typischer Weise auf die 3 primären Blastomeren verteilt worden waren.

Eine Möglichkeit, die hier bestehende Differenz zwischen den Versuchen und der Nachahmung zu erklären, könnte darin gegeben sein, daß, wie erwähnt, die quantitative Verteilung des Chromatins in der Natur ungleichmäßiger ist, wodurch sich die Wahrscheinlichkeit des Auftretens pathologischer Drittel erhöhen muß. Auf eine zweite Möglichkeit bin ich erst vor kurzem aufmerksam geworden. Beim Studium des von mir konservierten Materials hat Herr F. BALTZER neben den typischen Triaster-Eiern mit ca. 54 Chromosomen auch einige mit nur 36 Chromosomen gefunden, also offenbar Triaster in normal befruchteten Eiern. Obgleich diese Fälle nun ohne Zweifel selten sind — fehlen doch in den im Kapitel C mitgeteilten Versuchen in den schwach besamten Portionen die Dreier vollständig — so ist doch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß unter den von mir isolierten und gezüchteten Simultan-Dreiern auch einzelne von dieser Art gewesen sind. Da bei Verteilung von 72 Tochterchromosomen auf 3 Zellen jede Zelle im Durchschnitt nur 24 Chromosomen erhält, also noch weniger als die Blastomere des



dispermen Tetraster-Eies, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß sich ein derartiger Keim normal entwickeln könnte, noch erheblich geringer als beim dispermen Tetraster. Diese Fälle müßten also das Prozentverhältnis in den Dreierzuchten zu Ungunsten der normalen Keime verschieben.

Für die Vierer haben wir unter (mindestens) 1500 Keimen 2 gesunde Ganzplutei konstatiert (p. 143), von denen jedoch der eine kaum mitgezählt werden darf, da er aller Wahrscheinlichkeit nach nicht aus einem Tetraster-Ei, sondern aus einem Ei mit zwei selbständigen Spindeln entstanden war. Rechnet man ihn dazu, so stellt sich das Verhältnis gesunder Plutei auf 0,13 Proz.; schließt man ihn aus, so daß nur die Larve der Fig. 54 (Taf. VIII) in Betracht kommt, so ist das Verhältnis 0,07 Proz. Die Wahrscheinlichkeit, daß jede primäre Blastomere des Simultanvierers von jeder Chromosomenart mindestens einen Repräsentanten erhält, ergab sich aus den oben angeführten Nachahmungsversuchen als 0 Proz. Zwar ist diese Zahl aus nur 100 Fällen berechnet, allein wir können kaum zweifeln, daß auch unter 1000 und 10000 Fällen das Resultat das nämliche wäre. Ist doch bei den Wahrscheinlichkeitsversuchen auch die Rubrik  $\frac{3}{4}$ -normal mit 0 Proz., die Rubrik  $\frac{2}{4}$ -normal nur mit 2 Proz. vertreten.

Daraus würde also abzuleiten sein, daß sich bei den Vierern die Verhältnisse in der Natur günstiger gestalten als in der Nachahmung; und dieser Satz bestätigt sich auch, wenn wir die in den Viererzuchten gefundenen Plutei mit einem pathologischen Viertel, also die  $\frac{3}{4}$ -normalen, betrachten. Ich habe oben (p. 145) erwähnt, daß es sich nicht immer entscheiden läßt, ob in einer Larve ein

Viertel oder zwei Viertel in Form pathologischer Massen nach innen getreten sind; doch wurden die Plutei der Figg. 56, 60, 61, 62 und 63 als solche mit einem pathologischen Viertel angesprochen, und zu diesen kommen noch 4 nicht abgebildete, im ganzen also unter (mindestens) 1500 Keimen 9, d. i. 0,6 Proz., gegenüber 0 Proz. in den Wahrscheinlichkeitsversuchen.

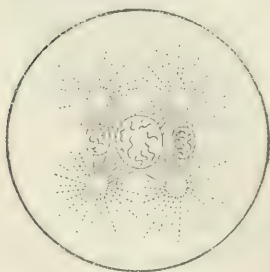


Fig. LXIII.

Auch hier ist aber nun geltend zu machen, daß in der Natur gewisse regelmäßige Verteilungen eintreten können, die bei unserer Methode der Nachahmung unmöglich sind. Ein Blick auf die nebenstehende Fig. LXIII genügt, um dies klar zu machen. In dieser Weise

läßt sich also das Auftreten einzelner  $\frac{3}{4}$ -normaler und sogar völlig normaler Larven unter den Keimen des Tetrastertypus wohl verstehen.

---

Wenn wir nun dazu übergehen, die Zahlenverhältnisse der partiell-normalen und völlig pathologischen Objekte mit den Ergebnissen der Wahrscheinlichkeitsversuche zu vergleichen, so betreten wir ein sehr unsicheres Gebiet. Als ich meine Versuche ausführte, war mir noch nicht klar, wie wichtig diese Vergleichung für alle Abstufungen von partiell-normalen bis zu ganz pathologischen Keimen wäre, und so habe ich bei den meisten Versuchen, besonders bei denen mit sehr vielen Keimen, nur die interessanteren Larven herausgenommen und untersucht; die übrigen blieben gewöhnlich ihrem Schicksal überlassen, bis sie zerfielen. Hierbei war freilich auch der Gesichtspunkt maßgebend, keinem Keim seine Entwicklungsmöglichkeiten vorzeitig abzuschneiden. Erst später, als ich die Wahrscheinlichkeitsversuche angestellt hatte, empfand ich es als eine bedauerliche Lücke, daß nicht für jeden Keim eines jeden Versuchs genau registriert worden war, inwieweit er normal oder pathologisch gewesen ist. Freilich wäre dies bei großen Versuchen eine kaum zu bewältigende Aufgabe, und selbst wenn sie sich durchführen ließe, gäbe es wohl stets nicht wenige Fälle, für die eine Entscheidung, unter welche Rubrik man sie stellen solle, kaum getroffen werden könnte.

Unter diesen Umständen konnten die Zuchten ganzer dispermer Eier — außer für die bereits erwähnten Viererlarven mit einem pathologishen Viertel — zu den fraglichen Vergleichungen nicht verwendet werden; vielmehr standen mir dafür nur die Zerlegungsversuche (vergl. p. 44) zur Verfügung. Auch diese sind in verschiedener Hinsicht mangelhaft, vor allem wegen der geringen Zahl der Fälle; sodann, weil wegen der Schädigung beim Isolieren und wegen der Kleinheit der Keime gerade die Entwicklung der normalsten Blastomeren ungünstiger verlaufen muß, als es ihren Potenzen entspricht. Setzt man diejenigen  $\frac{1}{3}$ - und  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren als normal ein, die es mindestens zu einer guten Gastrula gebracht haben, so ergeben sich ungefähr folgende Zahlen, denen ich die oben aus den Wahrscheinlichkeitsversuchen gewonnenen zur Seite stelle.

## A. Dreier.

1) Zerlegungsversuche		2) Nachahmung	
ganz normal	14,4 Proz.	ganz normal	11 Proz.
$\frac{2}{3}$ normal	22,8 "	$\frac{2}{3}$ normal	42 "
$\frac{1}{3}$ "	40 "	$\frac{1}{3}$ "	36 "
ganz pathologisch	22,8 "	ganz pathologisch	11 "

## B. Vierer.

1) Zerlegungsversuche		2) Nachahmung	
ganz normal	0 Proz.	ganz normal	0 Proz.
$\frac{3}{4}$ normal	4,5 "	$\frac{3}{4}$ normal	0 "
$\frac{2}{4}$ "	4,5 "	$\frac{2}{4}$ "	2 "
$\frac{1}{4}$ "	54,5 "	$\frac{1}{4}$ "	34 "
ganz pathologisch	36,5 "	ganz pathologisch	64 "

Ich glaube, die Uebereinstimmung der aus den Zuchten berechneten Zahlen mit den aus den Wahrscheinlichkeitsversuchen gewonnenen ist groß genug, um die Behauptung zu rechtfertigen, daß die Annahmen, welche wir über die Chromosomen des Echinidenkerns gemacht haben, richtig sein können.

Es wird jedoch nunmehr nötig sein, diese Annahmen noch etwas genauer ins Auge zu fassen. Unsere erste Voraussetzung war die (p. 70), daß alle 18 Chromosomen eines jeden Vorkerns untereinander verschieden sind. Hiergegen könnte die Tatsache angeführt werden, daß bei *Echinus microtuberculatus* Individuen vorkommen, deren Sexualzellen nur 9 Chromosomen enthalten<sup>1)</sup>. Hier müssen also alle von uns angenommenen verschiedenen Kernqualitäten in 9 Chromosomen zusammengefaßt sein. Man könnte diese Forderung mit unserer Voraussetzung in der Weise in Einklang bringen, daß man annimmt, jedes dieser 9 Chromosomen entspreche zweien der sonst 18, sei gewissermaßen aus diesen zusammengesetzt. Wenn nun auch diese Annahme gewiß zulässig ist, so kann doch gegen sie geltend gemacht werden, daß, nach den im vorigen Heft mitgeteilten Tatsachen, jene Echinuskerns mit der Grundzahl 9 entsprechend kleiner sind als die mit 18, woraus zu schließen ist, daß die einzelnen Chromosomen hier und dort die gleiche Größe besitzen.

---

1) Bei meinen Dispermieversuchen scheinen solche allerdings nicht vorgekommen zu sein.



Unter diesen Umständen müssen wir jedenfalls die Möglichkeit, daß in den Vorkernen mit 18 Chromosomen jede Art doppelt vertreten ist, auch in unserer Nachahmung prüfen. Es lassen sich dazu die gleichen Versuche verwenden, die oben angeführt worden sind; wir brauchen nur je 2 der 18 Nummern als identisch zu betrachten, also z. B.

$$\begin{aligned} 1 &= 2 \\ 3 &= 4 \\ 5 &= 6 \text{ etc.} \end{aligned}$$

Ich habe diese Umrechnung für 10 Dreier- und 10 Vierer- versuche durchgeführt und dabei folgende Zahlen erhalten.

#### I. Dreier:

ganz normal	90 Proz.
$\frac{2}{3}$ "	10 "
$\frac{1}{3}$ "	0 "
ganz pathologisch	0 "

#### II. Vierer:

ganz normal	70 Proz.
$\frac{3}{4}$ "	30 "
$\frac{2}{4}$ "	0 "
$\frac{1}{4}$ "	0 "
ganz pathologisch	0 "

Diese Zahlen sind so, daß eine Weiterführung der Versuche überflüssig erscheint; an eine Uebereinstimmung mit den natürlichen Verhältnissen ist nicht zu denken. Trotzdem darf damit die Möglichkeit doppelten Vorkommens einer jeden Chromosomenart im Monokaryon noch nicht als ausgeschlossen betrachtet werden. Wir kommen nämlich jetzt zu unserer zweiten Voraussetzung, daß eine Zelle dann normal sei, wenn sie jede Chromosomenart mindestens einmal besitzt, und daß es gleichgültig sei, ob neben einfach vertretenen Arten im gleichen Kern auch zwei- und dreifach vertretene vorkommen. Diese Annahme ist zwar jedenfalls die einfachste, die man machen kann, ob aber auch die wahrscheinlichste, ist eine andere Frage. Wenn die Chromosomen verschiedene Stoffe liefern, die sich das Gleichgewicht halten müssen, dann erscheint es sehr wohl möglich, daß z. B. dreifache Vertretung einer Chromosomenart neben einfacher Vertretung einer bestimmten anderen Art zu pathologischen Zuständen führt. Wenn wir nun mit der zunächst viel zu günstig scheinenden Annahme, daß in jedem Vorkern die ganze Chromosomenserie zweimal

vorkommt, gewisse Voraussetzungen der letzteren Art kombinieren, so ist nicht zu bezweifeln, daß sich die Resultate der Wahrscheinlichkeitsversuche denen der Zuchten wieder genügend annähern ließen.

Im Zusammenhang mit diesen Erwägungen ist noch der folgende Punkt beachtenswert. Nach unseren Grundannahmen müssen die Aussichten, daß bei simultaner Mehrteilung ein Tochterkern normal wird, im allgemeinen um so größer sein, je mehr Chromosomen er in sich aufgenommen hat. Denn wenn auch die große Zahl, wie wir wissen, nicht an sich einen Vorteil bedeutet, so ist doch eben bei größeren Zahlen die Wahrscheinlichkeit größer, daß alle Arten vertreten sind. Dies ist ja nach unserer Theorie der Grund für die Ueberlegenheit der Dreier über die Vierer.

Des Gleiche müßte nun auch innerhalb eines und desselben Keimes gelten. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle müßten diejenigen Blastomeren die normalsten sein, die die größten Kerne besitzen. Dies geht auch aus den Wahrscheinlichkeitsversuchen hervor. Von 15 aufeinander folgenden Dreierversuchen mit ein oder zwei normalen Dritteln sind nachstehend die für die 3 primären Blastomeren gewonnenen Zahlen aufgeführt; diejenigen, welche sämtliche Chromosomenarten enthalten, sind fett gedruckt.

$\frac{2}{3}$ normal	31	<b>35</b>	<b>42</b>	$\frac{1}{3}$ normal	32	38	<b>38</b>
$\frac{1}{3}$ "	31	<b>35</b>	42	$\frac{1}{3}$ "	<b>35</b>	35	38
$\frac{2}{3}$ "	34	<b>35</b>	<b>39</b>	$\frac{1}{3}$ "	32	37	<b>39</b>
$\frac{1}{3}$ "	27	<b>39</b>	42	$\frac{2}{3}$ "	<b>34</b>	36	<b>38</b>
$\frac{2}{3}$ "	30	<b>39</b>	<b>39</b>	$\frac{1}{3}$ "	35	36	<b>37</b>
$\frac{2}{3}$ "	33	<b>37</b>	<b>38</b>	$\frac{1}{3}$ "	33	35	<b>40</b>
$\frac{2}{3}$ "	27	<b>40</b>	<b>41</b>	$\frac{1}{3}$ "	29	40	<b>42</b>
$\frac{2}{3}$ "	27	<b>36</b>	<b>45</b>				

Nur in 4 Fällen ist eine kleinere Zahl „normaler“ als eine größere; bei den übrigen 11 sind es die größten Zahlen, welche alle Chromosomenarten enthalten.

Ganz Entsprechendes lehren die Viererversuche. Auch hier kommen Fälle vor, wo kleinere Zahlen besser sind als größere. So waren bei einem Versuch, der für die 4 primären Blastomeren die Zahlen 25, 23, 29, 31 ergeben hatte, in der Gruppe 25 alle Arten vertreten, in den drei übrigen nicht; bei einem Versuch mit den Zahlen 22, 29, 32, 25 enthielten die Gruppen 29 und 25 alle Arten, die Gruppen 22 und 32 nicht. Aber diese Fälle bilden doch die Minderzahl. Und so müßte erwartet werden, daß auch in der Natur die pathologischen Zellen im allgemeinen kleinere Kerne

besitzen als die normalen. Leider ist diese Frage sehr schwer zu prüfen, da erstens die nach innen getretenen kranken Zellen fast immer einer früheren Zellgeneration angehören als die in der Wand verbliebenen, so daß sie mit diesen nicht direkt verglichen werden dürfen. Zweitens aber weiß man nicht, ob nicht die nach innen verlagerten Kerne erheblich und überdies in den einzelnen Fällen verschieden starke Größenveränderungen erfahren haben. Vergleicht man die in der primären Leibeshöhle gelegenen pathologischen Massen einer größeren Zahl von Larven untereinander, so ergibt sich, daß hier kleinere Kerne häufiger sind als größere, aber doch, wie mir scheint, nicht in solchem Uebermaß, wie dies erwartet werden sollte. Und ebenso entsprechen die normalen Teile nicht völlig unseren Erwartungen. Denn wenn auch in den gesunden Larventeilen größere Kerne überwiegen, so gibt es doch, wie wir schon wissen, hier auch Bezirke mit kleineren Kernen, ja nicht selten mit so kleinen, daß sie nach sonstigen Messungen die Größe des einzelnen Vorkerns nicht übersteigen können. Daß bei wahlloser Mischung aller Chromosomen in einer mehrpoligen Figur ein Tochterkern, der 18 Chromosomen bezogen hat, darunter alle 18 Arten besitzen sollte, ist so unendlich unwahrscheinlich, daß es als ausgeschlossen gelten muß.

Zur Erklärung dieses Widerspruches kommt natürlich vor allem das oben schon herangezogene Moment in Betracht, daß wir es in der Natur nicht wirklich mit ganz wahlloser Mischung zu tun haben. Sobald ein Pol eines Tetrasters mit allen Elementen eines Vorkerns in Verbindung tritt (Fig. LXIV a), wie dies gewiß leicht vorkommen

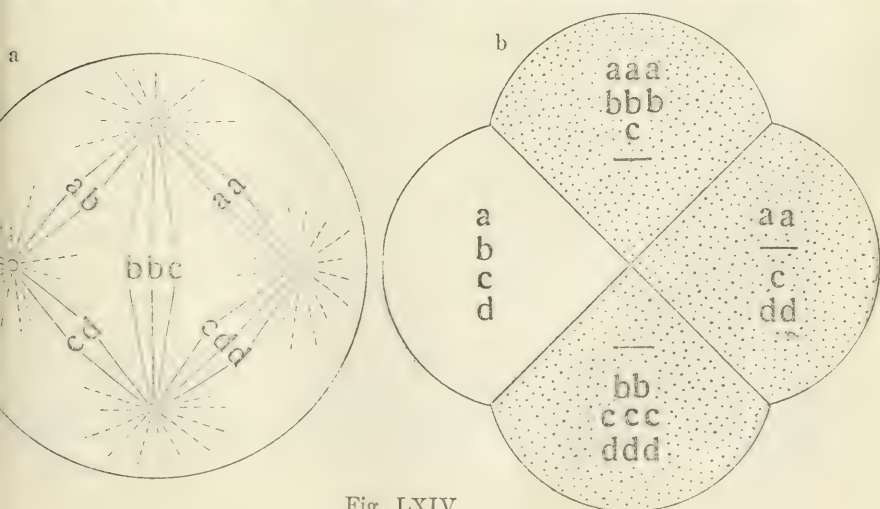


Fig. LXIV.



kann, muß diese Zelle nach unserer Theorie normal werden, mag sie auch gar keine weiteren Chromosomen in sich aufnehmen. Und die übrigen 3 Zellen, obgleich sie viel größere Kerne besitzen, können, wie Fig. LXIV b lehrt, alle pathologisch sein. Ob dieses Moment aber ausreicht, muß fraglich bleiben. Und hier kommen wir eben auf die oben geäußerte Vermutung zurück, daß das verschiedenfache Vorkommen bestimmter Chromosomen im gleichen Kern die Zelle krank machen könnte. Es ist klar, daß bei dieser Annahme große Chromosomenzahl noch weniger eine Garantie für Normalität liefert als bei unserer ursprünglichen Voraussetzung.

Es wäre jedoch meines Erachtens zwecklos, Möglichkeiten dieser Art zu ersinnen und weiter auszuführen, solange uns kein Mittel zur Verfügung steht, sie zu prüfen. Es muß uns vorläufig die Feststellung genügen, daß die charakteristischen Verschiedenheiten, die wir in der Entwicklung der Dreier einerseits, der Vierer andererseits, und endlich von dem einen dieser beiden Typen zum anderen konstatiert haben, mit den Ergebnissen der auf eine Verschiedenwertigkeit der Chromosomen gegründeten Wahrscheinlichkeitsversuche in völlig zwangloser Weise in Einklang gebracht werden können. Und es darf hinzugefügt werden, daß den Ansprüchen, denen die Chromosomen hier in überraschender Weise Genüge leisten, kein anderer uns bekannter Zellbestandteil gerecht werden könnte.

## L. Die Entwicklung der Eier des Doppelspindeltypus.

Ist die Theorie, die zur Erklärung der bisher betrachteten Erscheinungen gedient hat, richtig, so muß ein dispermes Ei des Doppelspindeltypus (vergl. p. 16), wenn es sich simultan in vier Zellen teilt, einen normalen oder wenigstens annähernd normalen Pluteus liefern. Denn ein solches Objekt besitzt in seiner einen Hälfte die Kernkonstitution eines normalbefruchteten, in der anderen die eines merogonischen (arrhenokaryotischen) Keims. Sowohl der eine, wie der andere Kernzustand gewährt, wenn alles Uebrige normal ist, die Möglichkeit normaler Entwicklung. Hier hätten wir also das beste Kriterium, ob die schädigenden Folgen der Dispermie auf Kernstörung oder auf etwas anderem beruhen.

Leider aber ist diese Form der Dispermie mit einem für unsere Frage sehr störenden Mangel behaftet. Wie schon oben bei der Furchung dieses Typus erwähnt worden ist, hat sich von den Eiern, die ich im Zustand der Doppelspindel aufgefunden habe — ihre Zahl beträgt 45<sup>1)</sup> — kein einziges viergeteilt. Die meisten teilten sich zunächst in zwei doppelwertige Blastomeren; in den günstigsten Fällen lieferte der erste Teilungsschritt zwei einwertige und eine doppelwertige Zelle.

Die Aussichten solcher Keime sind nach unserer Theorie leicht vorauszusagen. Solange sich während der Furchung doppelwertige Zellen erhalten, ist deren Schicksal ungewiß. Spalten sich aus einer doppelwertigen Zelle einwertige ab, ohne daß die beiden Spindeln zu einer mehrpoligen Figur zusammengetreten sind, so sind die Abkömmlinge normal. Tritt dagegen in einer doppelwertigen Zelle eine vierpolige Figur auf, so sind die Aussichten der entstehenden Tochterzellen genau so zufällig und im allgemeinen ungünstig wie diejenigen der 4 Blastomeren eines dispermen Tetrastereies.

Betrachten wir daraufhin das auf p. 18 beschriebene und in Fig. V abgebildete Objekt, so zeigt dieses nach dem ersten Teilungsschritt (a) zwei doppelwertige Zellen. Es ist also an diesem Keim noch nichts verdorben, aber sein Schicksal ist in allen Teilen unsicher. Der nächste Teilungsschritt hat jede der beiden Blastomeren in drei zerlegt (b), zwei einwertige und eine doppelwertige. Die vier einwertigen Zellen — zwei mono- und zwei amphikaryotische — sind normal, die zwei doppelwertigen in ihren weiteren Schicksalen zweifelhaft. In Fig. Vc zeigt die obere doppelwertige Zelle zwei selbständige zueinander senkrechte Spindeln, die untere einen gekreuzten Tetraster. So entstehen (d) aus der letzteren Zelle 4 Abkömmlinge, für welche es nach den Schicksalen der dispermen Tetrastereier überwiegend wahrscheinlich ist, daß sie sich pathologisch entwickeln. Dagegen sind die aus der oberen Zelle entstehenden 4 Tochterzellen, da ihre Kerne aus normalen Mutterkernen durch zweipolige Mitosen entstanden sind, alle normal. Mit diesem Stadium, auf welchem lauter einwertige Zellen vorliegen, sind somit die Schicksale des Keimes definitiv bestimmt.

---

1) Von diesen 45 Objekten sind, wie unten genauer zu besprechen sein wird, nur 37 isoliert worden, die übrigen 8 fanden sich in Deckglaspräparaten unter einer großen Zahl anderer Eier und wurden nur in ihrer Furchung verfolgt.

Sind alle 16 Zellen von gleicher Größe, so läßt sich sagen, daß mindestens drei Viertel des Keimes zu normaler Entwicklung befähigt sind, wogegen sich das vierte Viertel voraussichtlich ganz oder zum größten Teil pathologisch entwickeln wird.

Als Gegenstück sei ein anderes in seiner Furchung verfolgtes Doppelspindel-Ei angeführt, dessen Kernteilungen sich so ungünstig als möglich gestalteten. Auch hier waren durch den ersten Teilungsschritt zwei doppelwertige Zellen entstanden. In der einen bildete sich nun ein Tetraster aus, worauf sie in vier einwertige Zellen zerfiel. Die andere Zelle teilte sich abermals in zwei doppelwertige Tochterzellen, und nun kam es in beiden zur Tetrasterbildung mit darauf folgender Vierteilung. So sind also hier alle einwertigen Zellen durch vierpolige Mitosen entstanden, und das Objekt bietet sonach ungefähr die nämlichen Aussichten, wie ein ganzes dispermes Tetraster-Ei.

Zwischen diesem Extrem und dem an meinen isolierten Objekten nicht verwirklichten Idealfall sofortiger simultaner Vierteilung des Eies bewegt sich die Furchungsweise der Doppelspindel-Eier. Leider habe ich bei keinem der 37 ihrer Entwicklung überlassenen Objekte die Furchung bis zur Bildung einwertiger Zellen so genau verfolgen können, um für alle Zellen angeben zu können, ob ihre Kerne reine Abkömmlinge normaler Mono- und Amphikaryen sind oder ob sie durch mehrpolige Mitosen entstanden waren. Diese Feststellung ist, sobald es sich um spätere Furchungsstadien handelt, nur bei stärkeren Vergrößerungen möglich, also entweder unter Anwendung einer Tauchlinse oder bei ziemlich langem Verweilen des Eies unter einem Deckglas. Beides bedeutet aber für einigermaßen empfindliche Keime fast stets eine erhebliche Schädigung, der ich die doch immerhin nicht zahlreichen und mir daher sehr wertvollen Objekte nicht aussetzen wollte. Ich werde für jeden im folgenden zu beschreibenden Keim angeben, wie weit ich seine Furchung verfolgt habe.

Zunächst sei eine Uebersicht über das ganze Material gegeben. Aus 37 im Stadium der Doppelspindel isolierten Eiern (Strongylocentrotus 2, Echinus 35) habe ich erhalten:

Plutei	gut entwickelte Gastrulae	Stereoblastulae, z. T. mit rudimentärem Urdarm
9	10	18
	dazu die 9 Plutei	
	Summe 19 Gastrulae	



Es haben sich also 51 Proz. dieser Keime bis zur Gastrula, 24 Proz. bis zum Pluteus entwickelt. Erinnern wir uns, daß bei den dispermen Tetrastereiern unter mehr als 1500 Keimen nur 13 Plutei aufgetreten waren, also noch nicht 0,9 Proz., so ergibt sich für die Doppelspindeleier eine gewaltige Ueberlegenheit.

Auf Taf. IX sind in Fig. 69—73 fünf der gezüchteten Plutei abgebildet. Fig. 69 zeigt in der Ansicht von hinten einen Jungpluteus von *Echinus* (Versuch vom 22. März 1902). Die Kernverhältnisse dieser Larve habe ich bereits im vorigen Heft (p. 28) beschrieben; auch ist dort die konservierte Larve bei Scheitelansicht in Fig. 25a (Taf. II) abgebildet. Das Ei gehört zu denjenigen, welche beim ersten Teilungsschritt in zwei einwertige und eine doppelwertige Zelle zerfielen, womit also die Hälfte des Keimes normale Kerne (Mono- und Amphikaryen) erhielt. Das Schicksal der doppelwertigen Zellen vermochte ich nicht bis zu dem entscheidenden Punkt zu verfolgen. Die Tatsache, daß sich in der primären Leibeshöhle größere und kleinere pathologische Zellen finden, läßt keinen Zweifel, daß mehrpolige Mitosen im Spiel waren. Diese partiell pathologische Entwicklung ist auch offenbar der Grund, daß die Larve nicht tadellos entwickelt ist. Doch wäre sie nach dem Gang ihrer Entwicklung aller Wahrscheinlichkeit nach zur typischen schlanken Pluteusform gelangt, wenn ich sie nicht vorsichtshalber schon nach etwa 57 Stunden abgetötet hätte. Bei der Betrachtung der Larve von hinten zeigt sich die größere linke Hälfte großkernig, die rechte kleinkernig, vom Scheitel an biegt die Grenzlinie nach rechts ab, wie es in Fig. 25a des vorigen Heftes zu sehen ist. Das Größenverhältnis der Kerne ist, wie dort dargelegt, genau das von Mono- und Amphikaryen.

Zwei einander sehr ähnliche Larven, gleichfalls von *Echinus*, sind in Fig. 71 und 72 (Taf. IX) wiedergegeben. Sie stammen beide aus dem gleichen Versuch (15. März 1905). Ueber die Furchung dieser zwei Keime kann ich nur mitteilen, daß bei beiden zunächst zwei doppelwertige Zellen gebildet worden waren. Die nächsten Teilungen habe ich, da ich gleichzeitig andere Versuche im Gang hatte, nicht beobachtet. Am nächsten Tag hatten sich beide Keime zu schönen Gastrulae entwickelt, welche zeitweise so ruhig lagen, daß ihre Mesenchymkränze genau betrachtet werden konnten. Sie waren, wie dies auch an einigen anderen Doppelspindelgastrulae zu konstatieren war, deutlich aus Zellen von zweierlei Größe zusammengesetzt. Am folgenden Tag war das Pluteusstadium erreicht, auf welchem die Keime abgetötet wurden.

Beide enthalten pathologische Elemente im Innern, was wieder darauf hinweist, daß in einem Teil des Keimes mehrpolige Mitosen aufgetreten waren. Bei beiden ist ungefähr die Hälfte des Ektoderms großkernig, die andere kleinkernig. Ganz verschieden aber ist die Verteilung dieser zwei Bezirke auf die Larvenregionen. Während bei dem *Pluteus* der Fig. 72 die Grenzlinie nahe mit der Medianebene zusammentrifft und die Larve in eine rechte größere Hälfte mit großen Kernen und eine linke kleinkernige teilt, verläuft bei dem *Pluteus* der Fig. 71 die Grenze auf der Analseite von links unten nach rechts oben, so, daß der linke Analarm und der linke obere Teil der Analwand sowie die ganze Vorderseite kleinkernig ist, wogegen die Mundseite, der rechte untere Teil der Analwand und vor allem der rechte Analarm dem großkernigen Bezirk angehört. Auch am Darm sind bei beiden Larven entsprechend groß- und kleinkernige Bereiche zu unterscheiden.

Es dürfte kaum zufällig sein, daß die Asymmetrie der beiden Larven mit der verschiedenen Kernverteilung in gutem Einklang steht. Die Larve der Fig. 72 ist in ihrer ganzen linken Hälfte schwächer entwickelt, also in all den Teilen, die dem kleinkernigen Bereich angehören. Die Larve der Fig. 71 bringt, abgesehen von dem verkümmerten linken Oralstab, eine Asymmetrie vor allem in der verschiedenen Entwicklung der beiden Analarme zum Ausdruck; dagegen ist hier die Scheitelregion symmetrisch ausgebildet. In der Tat gehören die beiden Analarme verschiedenen Kernbezirken an, die Scheitelregion einem und demselben.

Interessant ist endlich an dieser Larve, daß alle ihre Pigmentzellen in der kleinkernigen Region verteilt sind; die großkernige ist davon vollkommen frei. Die ungefähr in der Medianebene gelegene Chromatophore, die scheinbar diesem Satz widerspricht, gehört, als der Vorderwand anliegend, zum kleinkernigen Bezirk.

Eine eigentümliche Larve aus einem Doppelspindel-Ei ist die in Fig. 70 abgebildete (*Echinus*, Versuch vom 15. März 1905). Auch hier war die Furchung nicht über das Stadium zweier doppelwertiger Zellen hinaus verfolgt worden. Die Larve ist in ihrer rechten Hälfte vollkommen normal gebildet, die linke Hälfte ist verkümmert und skelettlos. Die Grenze zwischen dem groß- und kleinkernigen Bezirk verläuft, wie die rote Linie der Fig. 70 zeigt, sehr unregelmäßig, was offenbar durch den starken Verlust an Zellen verursacht ist. Die rechte wohlentwickelte Hälfte samt der Scheitelspitze gehört zum größten Teil dem großkernigen Bereich an.

Diese Larve enthält sehr viele pathologische Elemente, die

sich fast alle in der kleinkernigen Hälfte angehäuft finden. Es kann kaum bezweifelt werden, daß die Verkümmernng dieser Larvenhälfte hiermit zusammenhängt, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die dichte Häufung der pathologischen Massen die Skelettbildung auf dieser Seite unterdrückt hat. Denn wie die anderen Objekte und wie vor allem die merogonischen Keime lehren, muß auch in unserm Fall der Bereich, der die Abkömmlinge des Spermakerns enthält, an sich zur Skelettbildung befähigt gewesen sein. Und die Ausbildung der kleinkernigen ektodermalen Wandfläche läßt auch erkennen, daß dieser Bereich von normaler Beschaffenheit ist. Freilich liegt für den Mangel der einen Skeletthälfte noch eine andere Erklärungsmöglichkeit vor, nämlich die oben bei Besprechung der Dreierlarven mit partiellem Skelettddefekt darlegte, daß die Stärke, mit der das Ektoderm die Kalkbildner anzieht, in den einzelnen verschiedenkernigen Bereichen so verschieden sein könnte, daß ein Bereich — das wäre hier der monokaryotische — gar keine solchen Zellen erhält. Leider enthält mein Protokoll über den Zustand dieser Larve im Gastrulastadium keine Notiz.

Fig. 73a zeigt einen ziemlich wohlgebildeten Pluteus aus einem Doppelspindelci von *Echinus* (Versuch vom 15. März 1905), der wegen seiner Furchung nähere Betrachtung verdient. Das Ei war durch Schütteln vor der Befruchtung wurstförmig deformiert worden, und die Folge davon war, daß sich die beiden Spindeln in eine Linie stellten (Fig. 73b). Die eine davon war beträchtlich schwächer und dem einen Längsende des Eies sehr nahe gerückt. Nach dem ersten Teilungsschritt ergab sich der Zustand der Fig. 73b. Die Zellteilung war nur zwischen den durch Chromatin verbundenen Polen erfolgt, und so waren zwei einwertige Endzellen und eine doppelwertige mittlere entstanden. An der Kerngröße ließ sich jetzt erkennen, daß die kleinere Spindel die Spermaspindel gewesen war. Während sich nun die beiden einwertigen Zellen regulär weiterfurchten (d und e), traten in der doppelwertigen zunächst vergebliche Ansätze zur Teilung auf. Der kleinkernige Teil brachte es überhaupt nicht zur Abschnürung selbständiger Zellen, wogegen sich von dem unteren großkernigen Bezirk successive einwertige Zellen abschnürten, von denen wenigstens die zuerst gebildeten durch Vermittelung zweipoliger Mitosen entstanden waren und also normale Kerne besaßen. Aus diesem sehr unregelmäßigen Furchungsgebilde, wie Fig. 73f es zeigt, entwickelte sich eine Doppelblastula (Fig. 73g), die später in ihre beiden Be-



standteile zerfiel. Die kleine kugelige Blase stammt aus der oberen monokaryotischen Zelle der Fig. 73 c, die Hauptblastula aus dem gesamten übrigen Teil. Sie zeigt sich auf dem Stadium der Fig. 73 g, der Form des Eies entsprechend, in die Länge gestreckt; der untere Teil ihrer Wand sieht völlig normal aus, der obere dagegen besteht aus einem unregelmäßigen Ballen größerer und kleinerer Zellen, die zum Teil weit in die Furchungshöhle vorspringen und damit den bekannten Prozeß beginnen, durch den unbrauchbare Teile aus der Wand ausgeschaltet werden.

Die kleine Blase wurde am 18. März als helle muntere Blastula getötet. Sie war zu einer Weiterentwicklung vermutlich zu klein; auch stammte sie, wie die Mikromere in Fig. 73 f lehrt, aus dem animalsten Bereich des Eies, der, wie ich früher gezeigt habe (19, 22), zur Gastrulation unfähig ist. Aus der großen Blastula entwickelte sich der Pluteus der Fig. 73 a, in dessen primärer Leibeshöhle sich nun die pathologischen Elemente, die vorher in der Blastulawand gelegen waren, wiederfinden. Die Kerne der Larve besitzen, wie nicht anders zu erwarten, sämtlich die gleiche Größe, nämlich diejenige von Amphikaryen.

Dieses Objekt liefert einen besonders klaren Beweis, wie weder die Doppelbefruchtung an und für sich eine schädigende Wirkung ausübt, noch auch die durch die Dispermie bewirkte abnorme Furchung, mag sie, wie in unserm Fall, auch noch so sehr vom normalen Typus abweichen, das Ei zu verderben vermag. Wenn nur eine genügende Zahl von Zellen mit normalen Kernen vorhanden sind, so entwickelt sich dieser Teil des Keimes in typischer Weise.

Alle aus Doppelspindeleiern gezüchteten Gastrulae und Plutei mit Ausnahme von zweien zeigen den charakteristischen Gegensatz eines groß- und eines kleinkernigen Bezirks, wie er im vorigen Heft für einige solche Objekte genauer geschildert worden ist. Die 2 Larven, welche dieser Regel nicht folgen, sind einmal der soeben beschriebene, in Fig. 73 a abgebildete Pluteus, für den die Zusammensetzung aus Zellen mit einheitlicher Kerngröße nach seiner besonderen Furchungsart von vornherein zu erwarten war; und zweitens eine schon im vorigen Heft (p. 31) erwähnte Echinus-Gastrula (Versuch vom 22. März 1902), für deren abweichendes Verhalten ich einen Grund nicht anzugeben vermag, wenn es auch an Erklärungsmöglichkeiten dafür nicht fehlt (vergl. l. c. p. 36/37).

Es ist nun noch darauf hinzuweisen, daß in Doppelspindelkeimen außer dem mono- und amphikaryotischen Bezirk auch

noch Bereiche mit anderen Kerngrößen erwartet werden können. Denn nach den Resultaten über die dispermen Eier mit Tetraster ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß auch eine doppelwertige Blastomere, in der sich ein Tetraster entwickelt, normale Abkömmlinge liefert. Freilich müssen im allgemeinen derartige Bezirke gegenüber jenen anderen sehr zurücktreten und so werden sie sich, wenn ihre Kerngröße nicht bedeutend verschieden ist, kaum abgrenzen lassen. Ich habe auch nur einen einzigen Doppelspindelkeim gesehen, bei dem deutlich drei Kerngrößen zu unterscheiden waren.

Gewichtiger als die oben genannte Ausnahme hinsichtlich der Kerngröße sind nun einige andere, die sich auf das Verhältnis zwischen Furchungsart und Entwicklungsaussichten beziehen. Nach der aufgestellten Theorie müssen alle diejenigen Keimteile, deren Kerne sich aus denen des Eies durch zweipolige Mitosen ableiten, zu normaler Entwicklung befähigt sein. Die untersuchten Keime, für welche diese Feststellung möglich gewesen war, bestätigten diese Erwartung, mit Ausnahme von dreien, die sich anders verhielten. Es handelt sich um 3 Echinuskeime (Versuch vom 9. April 1905), die sich nach dem Typus der Fig. Vb (p. 19) gefurcht hatten und bei denen sonach mindestens die Hälfte von normaler Beschaffenheit hätte sein sollen. Sie lieferten jedoch völlig pathologische Produkte. Ich registriere diesen Widerspruch gegen die Forderung der Theorie, ohne ihn aufklären zu können. Die 3 Objekte entwickelten sich zunächst zu schönen Blastulae mit primärem Mesenchym, dann wurden sie krank und zerfielen sogar ungewöhnlich rasch. Gerade dieser Umstand übrigens läßt die Vermutung gerechtfertigt erscheinen, daß es irgend eine andere Schädigung war, die den Keimen verderblich geworden ist.

---

Ich habe nun noch 3, oben nicht mitgezählte Keime zu beschreiben, bei denen ich den Zustand des ungefurchten Eies nicht beobachtet hatte, deren Entwicklung aber in einer Weise verlief, daß ich ihre Zugehörigkeit zum Typus der Doppelspindelkeime für unzweifelhaft halte. Alle 3 Objekte wurden nach dem ersten Teilungsschritt aufgefunden und isoliert, das eine im Zustand simultaner Vierteilung, die beiden anderen als Dreier von eigentümlicher Beschaffenheit. Es sollen zunächst die beiden letzteren näher betrachtet werden.

Das eine von beiden habe ich, neben einem zweiten ganz ähnlichen, aber nicht gezüchteten, am 23. November 1901 in einer

Kultur von *Strongylocentrotus* gefunden. Die Eier waren kurz nach der Befruchtung geschüttelt worden und es fanden sich nach dem Auftreten der ersten Furche sehr viele dreigeteilte, auch unser in Rede stehendes Objekt im Zustand der Dreiteilung. Doch war es von den typischen Dreiern leicht dadurch zu unterscheiden (Fig. LXVa), daß die eine der 3 Zellen ( $s$ ) ungefähr doppelt so groß war als jede der beiden anderen ( $d_1$  und  $d_2$ ). Während nun in  $d_1$  und  $d_2$  zur richtigen Zeit Kernbläschen auftraten, war in der großen Zelle nichts davon zu entdecken; die hier gelegene Strahlung stellte sich bei genauer Prüfung als eine Doppelstrahlung heraus, deren Achse auf der Verbindungslinie von  $d_1$  und  $d_2$  senkrecht stand. Zur Zeit als  $d_1$  und  $d_2$  in den vollen Ruhestand

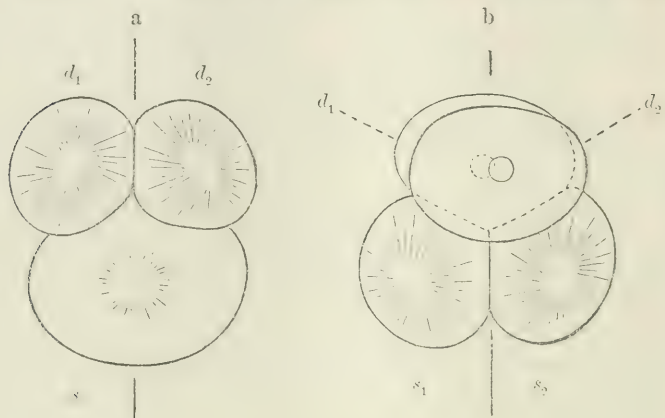


Fig. LXV.

übergegangen waren, teilte sich  $s$  in  $s_1$  und  $s_2$ . Dieses Stadium ist in Fig. LXVb dargestellt; der Keim ist gegenüber dem in a wiedergegebenen Zustand um die in den Figuren gezeichnete Achse um  $90^\circ$  gedreht. So decken sich jetzt  $d_1$  und  $d_2$ , während  $s_1$  und  $s_2$  sich in ganzer Ansicht präsentieren. Die weitere Furchung wurde nicht verfolgt.

Das zweite derartige Objekt, ein Echinus-Ei, wurde am 11. März 1905 gefunden, gleichfalls unter vielen Dreiern. Es sah bei der Isolierung ganz ebenso aus wie das erste, auch hier bildeten sich in  $d_1$  und  $d_2$  nach einiger Zeit Kernbläschen, während in  $s$  die zunächst einfach erscheinende Strahlung in eine deutliche Doppelstrahlung überging, deren Achse wieder auf der Verbindungslinie von  $d_1$  und  $d_2$  senkrecht stand. Der einzige Unter-



schied gegenüber dem vorigen Keim besteht darin (Fig. LXVIa), daß zur Zeit, als diese Spindel in  $s$  fertig war, auch  $d_1$  und  $d_2$  schon wieder zur Teilung schritten, so daß nun ein sechszelliges Stadium folgte (Fig. LXVIb). In allen sechs Zellen traten dann gleichzeitig Kerne auf, und zwar waren die von  $s_1$  und  $s_2$  deutlich kleiner als die in den Abkömmlingen von  $d_1$  und  $d_2$ . Die Zellen vermehrten sich weiterhin durch Zweiteilung.

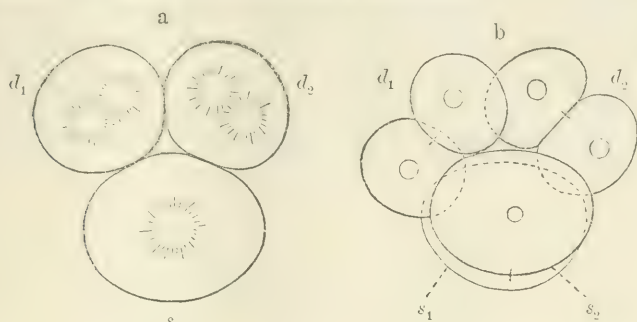


Fig. LXVI.

Wie diese Vorgänge zu beurteilen sind, dies wird klar, wenn wir zunächst beachten, daß nach der simultanen Dreiteilung des Eies nur in den zwei kleineren Zellen ( $d_1$  und  $d_2$ ) Kerne auftraten. Daraus geht hervor, daß nicht ein Triaster bestanden haben kann; denn in diesem Fall hätte auch die Zelle  $s$  Chromosomen erhalten und gleichzeitig mit  $d_1$  und  $d_2$  einen Kern bilden müssen. Es war also ohne Zweifel im Bereich der späteren Zellen  $d_1$  und  $d_2$  eine selbständige zweipolige Spindel vorhanden gewesen und neben dieser im Bereich der späteren Zelle  $s$  eine zweite, dazu senkrechte Spindel, die aber gegenüber jener anderen stark im Rückstand war, so daß sie zunächst nur wie ein Pol wirkte. Wir hätten es also auch hier mit Doppelspindeln zu tun, nur nicht mit parallelen, sondern mit gekreuzten, und nicht mit simultanen, sondern mit nacheinander auftretenden. Von vornherein ist kaum eine andere Annahme möglich, als daß die eine Spindel eine normale erste Furchungsspindel, die andere eine Spermaspindel ist; auch ist nicht zu bezweifeln, daß die zurückgebliebene die Spermaspindel sein muß. Wir wissen schon durch die Untersuchungen von O. und R. HERTWIG (73), daß Spermaspindeln nicht selten in ihrer Entwicklung hinter derjenigen, an welcher der Eikern beteiligt ist, zurückstehen. Die gleiche Erfahrung hat TEICHMANN gemacht. Ueberdies finden wir in Fig. LXVIb die

Kerne von  $s_1$  und  $s_2$  kleiner als die Kerne in den Abkömmlingen von  $d_1$  und  $d_2$ , wie es nach jener Voraussetzung zu erwarten ist. Endlich habe ich in einer Serie stark besamter geschüttelter Echinuseier, die in verschiedenen Stadien abgetötet worden waren, zwei Eier gefunden, welche sich als genaue Vorstadien zu den beiden in Rede stehenden Objekten darstellen. Das eine davon ist in Figg. LXVIIa und b in zwei verschiedenen Ansichten wiedergegeben. Es zeigt eine typische zweipolige Figur bereits im Stadium der Tochterplatten, in a in seitlicher Ansicht, in b vom Pol gesehen, und daneben in der anderen Eihälfte einen noch ziemlich unentwickelten Spermakern mit zwei Strahlungen, deren Verbindungslinie auf der Achse der ersten Spindel senkrecht steht.

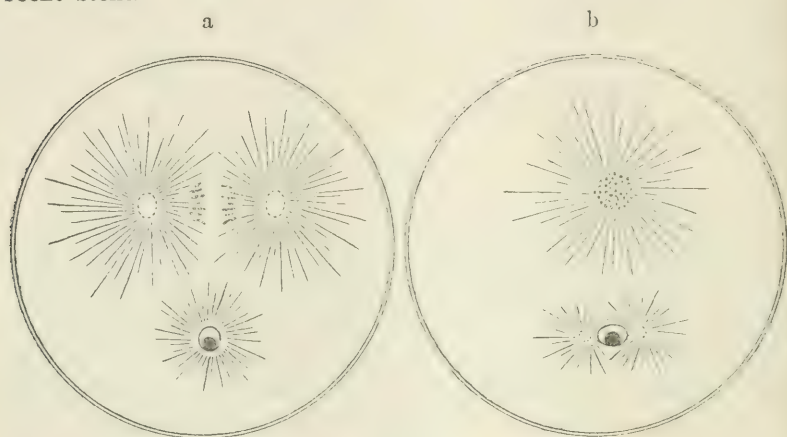


Fig. LXVII.

Merkwürdig ist, daß sich, wenn die obere karyokinetische Figur zur Zellteilung reif ist, eine Durchschnürung nicht nur zwischen ihren beiden Zentren, sondern auch zwischen jedem von diesen und der Spermaspindel vollzieht, während ja sonst, wie wir erfahren haben, Durchschnürungen zwischen nicht durch Chromatin verbundenen Polen, wenigstens an den neapolitanischen Seeigeln, etwas Seltenes sind. Vielleicht liegt aber gerade in dem zurückgebliebenen Zustand der Spermaspindel ein die Durchschnürung des Protoplasmas begünstigendes Moment. Es wäre jedenfalls von Interesse, Fälle dieser Art mit Rücksicht auf dieses zellmechanische Problem eingehender zu studieren.

Die beiden in Figg. LXV und LXVI abgebildeten Keime wurden isoliert gezüchtet. Betrachten wir zuerst den zweiten, so

zeigte sich dieser am nächsten Tag als eine tadellose etwas asymmetrische junge Gastrula, deren Mesenchymkranz auf der einen Seite bedeutend mehr und deutlich kleinere Zellen erkennen ließ als auf der anderen. Leider war die Larve bei ihren Bewegungen ganz an den Rand des Wassers geraten, wo sie festklebte und auch durch Spülen nicht losgemacht werden konnte.



Fig. LXVIII.

Die hierdurch bewirkte Schädigung dürfte der Grund sein, daß die Larve am nächsten Tag noch nicht über das in Fig. LXVIII wiedergegebene Stadium hinausgelangt war, in dem sie dann abgetötet wurde. Es ist der Zustand der „Prisma“, in *a* von vorn, in *b* von links, in *c* von rechts gesehen. Die Asymmetrie rührt wahrscheinlich zum Teil daher, daß die Larve mit der abgeplatteten Seite festgeklebt war. Doch ist auch das Skelett auf beiden Seiten verschieden entwickelt, auf der linken Seite nicht



nur weiter, sondern auch typischer. Auf dieser Seite finden sich bedeutend weniger Kalkbildner als auf der anderen, und zwar fast lauter große, während dort das Mesenchymdreieck überwiegend aus kleinen Zellen besteht<sup>1)</sup>.

Die konservierte und gefärbte Larve zeigte sich, wie zu erwarten, aus einer großkernigen und einer kleinkernigen Hälfte zusammengesetzt. Die Grenze fällt ziemlich genau mit der Medianebene zusammen; die rechte Larvenhälfte ist die kleinkernige.

Das andere Objekt, ganz aus dem Anfang meiner Versuche stammend (23. November 1901), entwickelte sich zu einem Pluteus von so tadelloser Beschaffenheit, daß ich, damals noch nicht im stande, seine Bedeutung zu würdigen, ihn gar nicht konservierte und mir also die Möglichkeit einer Untersuchung seiner Kernverhältnisse entgehen ließ. Nur die Notiz findet sich in meinem Protokoll, daß die Larve auffallend viele Mesenchymzellen enthielt. Diese Bemerkung gewann erst später einen Sinn für mich; muß doch ein Keim, bei dem die eine Hälfte des vegetativen Poles monokaryotisch ist, nach den im vorigen Heft mitgeteilten Erfahrungen an Stelle der etwa 60 normalen Mesenchymzellen deren etwa 90 produzieren.

Nach allem kann es nicht zweifelhaft sein, daß dieses Objekt sich ganz ebenso verhalten hat wie das vorige. Doch spricht die volle Symmetrie der Larve dafür, daß die Grenzlinie des amphion- und monokaryotischen Bezirks hier nicht mit der Medianebene zusammenfiel, sondern auf ihr senkrecht stand, daß, mit anderen Worten, die beiden Bezirke sich symmetrisch auf die zwei Larvenhälften verteilten.

Das dritte der oben genannten Objekte, das ich dem Doppelspindeltypus zuweise, ohne diesen Zustand im Ei selbst konstatiert zu haben, ist in Fig. 75 (Taf. IX) abgebildet. Ich erhielt diese Larve bei dem letzten Versuch, den ich mit dispermen Simultanvierern angestellt habe, nämlich in der schon im Kapitel J besprochenen Zucht vom 9. April 1905, bei der 110 Echinuseier im Zustand simultaner Vierteilung isoliert worden waren. Neben den sonst gewöhnlichen, mehr oder weniger krankhaften Gebilden entwickelte sich hier ein Pluteus von tadelloser Gesundheit und, wenn auch etwas verzogen, doch in allen Stücken durchaus wohlgebildet. Nachdem unter den mehr als 1500 bis dahin gezüchteten Vierern

---

1) Es sind nicht alle Mesenchymzellen eingezeichnet.

niemals eine Larve von solcher Normalität aufgetreten war, hatte sich mir die Ueberzeugung gebildet, daß simultane Vierteilung eines aus Eikern und zwei Spermakernen kombinierten ersten Furchungskerns überhaupt nicht zur Bildung völlig normaler Plutei führen könne, und die oben besprochenen Wahrscheinlichkeitsversuche schienen diese Meinung voll zu bestätigen. Es drängte sich mir daher sofort die Annahme auf, daß hier nun wirklich einmal das sonst vergeblich Gesuchte eingetreten war, nämlich simultane Vierteilung eines Doppelspindel-Eies, wie sie ja TEICHMANN direkt beobachtet hatte.

So wurde mir dieses Objekt zu einer Probe für die Richtigkeit der gewonnenen Anschauungen. War der Pluteus aus einem Doppelspindel-Ei entstanden, so mußte er den klaren Gegensatz eines groß- und kleinkernigen Bereichs aufweisen, wie er für diese Keime charakteristisch ist. Hatte das Ei dagegen einen Tetraster enthalten, so konnte der Pluteus wohl Bezirke verschiedener Kerngröße darbieten, jene Zusammensetzung aus zwei ungefähr gleich großen Bereichen, mit Kerngrößen im Verhältnis von Mono- und Amphikaryen, wäre dagegen so unendlich unwahrscheinlich, daß sie als ausgeschlossen gelten konnte.

Die Prüfung der Larvenkerne bestätigte meine Vermutung. Wie der optische Medianschnitt der Fig. 75 d lehrt, ist der obere Teil der Larve mit der oberen Darmwand kleinkernig, der untere Teil großkernig. Es ist dies also jene Kernverteilung, die wir auch für den zuletzt besprochenen Pluteus als die wahrscheinlichste angenommen haben. Die Kerndurchmesser verhalten sich im Mittel ungefähr wie 3,75 : 5, die Oberflächen also wie 13 : 25; das ist das Verhältnis von Mono- und Amphikaryen.

Während die Grenzlinie auf der Hinterseite in typischer Weise durch den After geht (Fig. 75 a), verläuft sie auf der Gegenseite nicht, wie gewöhnlich, ungefähr auf der Kante des Mundlappens, sondern sie ist auf das Mundfeld verschoben, wo sie etwas schräg durch den vorderen Mundrand zieht. So ist der kleinkernige Teil des Ektoderms erheblich größer als der großkernige. Zum Teil mag dies daher rühren, daß die simultane Vierteilung das Ei nicht in genau gleich große Zellen geteilt hatte. Außerdem aber ist zu beachten, was aus dem Medianschnitt (Fig. 75 d) sehr klar hervorgeht, daß der großkernige Bereich gerade besonders dickwandige Larventeile geliefert hat und daß speziell der von ihm gebildete Teil der Darmwand mehr als doppelt so dick ist als deren kleinkerniger Bereich.

Dieser Gegensatz in der Wandstärke, welcher es möglich erscheinen läßt, daß die Volumina der von den beiden Bezirken gelieferten Epithelblätter sogar genau gleich groß sind, steht im Widerspruch mit einer im vorigen Heft (p. 56) gemachten Konstatierung, wonach die Larvenschichten die gleiche Dicke besitzen, mögen sie aus großkernigen und also großen, oder aus kleinkernigen und also kleinen Zellen bestehen. Wenn wir diesen Satz, für den besonders auch die Larve der Fig. 11 (Taf. II) ein schönes Beispiel liefert, in unserem Pluteus nicht bestätigt finden, so kann dies kaum anders erklärt werden als dadurch, daß in dem großkernigen Bezirk andere „individuelle“ Wachstumstendenzen vorhanden waren als in dem kleinkernigen, Verschiedenheiten, die nicht mit der Menge, sondern mit der Qualität der Kernsubstanz zusammenhängen würden. Dafür spricht auch die Tatsache, daß der obere und der untere Teil der Darmwand in der Intensität ihrer Gliederung nicht miteinander harmonieren. Man vergleiche Fig. 75c und d mit Fig. 74, welche einen normalen Pluteus der gleichen Zucht darstellt. In unserem Vierer-Pluteus ist der obere Teil der Darmwand abnorm gestreckt, wie wenn das Material nur knapp ausreiche; der untere besitzt außer den normalen Ausbuchtungen sogar noch eine Extrafalte zwischen Mittel- und Enddarm, als wenn er in Verlegenheit sei, seine Zellenmenge unterzubringen.

Es ist möglich, daß mit diesem Widerstreit verschiedener Wachstumstendenzen auch das eigentümliche schnabelartige Vorspringen des Orallappens in Zusammenhang steht. Denn diese abnorme Richtung könnte gerade dadurch bedingt sein, daß der Darm wegen der sich widerstrebenden Tendenzen seiner oberen und unteren Wand nicht die normale Knickung erfahren hat.

Betrachtet man die Larve von hinten (a) oder von vorn (b), so zeigt sie sich in ihrem oberen Teil annähernd symmetrisch; die Scheitelstäbe und Mittelstäbe sind fast genau symmetrisch. Die Asymmetrie des unteren Teils beruht vor allem auf der verschiedenen Länge der beiden Analarme, sowie auf einer abnormen Ausbildung des linken Oralstabes, dem die typische Krümmung nach unten fehlt (Fig. 75c). Er biegt an seinem Ende etwas nach innen (Fig. 75a) und trägt einige kleine Seitenäste, die übrigens auch in dem normalen Pluteus der Fig. 74 vorhanden sind.



Die genannten Symmetriestörungen lassen sich leicht mit der Zusammensetzung der Larve aus zwei verschieden kernigen Bezirken in Beziehung setzen. Die Scheitelstäbe gehören beide dem kleinkernigen Bezirk an, die Mittelstäbe beide dem großkernigen. Von den Analstäben dagegen verläuft der linke ganz im kleinkernigen Bereich, wogegen der rechte Analarm fast vollständig von dem großkernigen gebildet wird. Endlich könnte die Art, wie in der Nähe des linken Orabstabes die beiden Kernbezirke aneinander grenzen, vielleicht für die abnorme Richtung dieses Skelettstückes verantwortlich gemacht werden.

So hätten wir also in den drei letztbeschriebenen Larven in der Tat den idealen Fall von Doppelspindeln mit sofortiger Bildung einwertiger, mono- und amphikaryotischer Zellen vor uns, und die — von untergeordneten Punkten abgesehen — ganz typische und vor allem völlig gesunde Entwicklung dieser Keime bestätigt in vollkommenster Weise unser am Anfang dieses Kapitels aufgestelltes Postulat.

---

Bei der Besprechung der Plutei aus dreigeteilten Eiern habe ich die Frage aufgeworfen (p. 91), ob sich zwischen der Stellung der dreiteiligen ersten Furche und der Medianebene der Larve gesetzmäßige Beziehungen nachweisen lassen, und ich bin dort zu dem Resultat gelangt, daß unter der Annahme einer im Ei präformierten Symmetrieebene alle zur Beobachtung gelangten Verteilungsarten der drei Drittel sich so erklären lassen, daß die Eistruktur die Tendenz hat, die drei Sphären zu jener Ebene symmetrisch aufzustellen (vergl. Fig. XL).

Bei den Eiern des Tetraster-Typus bin ich auf diese Frage nicht eingegangen, da ich nur über sehr wenige Fälle verfüge, bei denen überdies die Kernverteilung nicht ganz exakt festzustellen war. Bei den Larven aus Doppelspindel-Eiern liegen die Verhältnisse wieder viel günstiger. Der scharfe Gegensatz eines großkernigen und eines kleinkernigen Bezirkes gestattet eine sehr genaue Aussage, in welcher Weise die beiden Spindeln zur späteren Medianebene orientiert waren. Eine Betrachtung der einzelnen Fälle führt nun zu einem ganz ähnlichen Ergebnis wie bei den Dreiern. Denken wir uns nämlich wieder eine im Ei präformierte Symmetrieebene, zu der sich die Sphären symmetrisch anordnen, so ergeben sich auf den ersten Blick zwei Positionen, welche dieser Forderung genügen: die beiden Spindeln stehen zu jener Ebene

parallel (Fig. LXIX a) oder auf ihr senkrecht (b). Diese beiden Stellungen haben gemeinsam, daß sich auf jeder Seite der Symmetrieebene zwei Sphären gegenüberstehen. Daneben gibt es aber noch eine dritte Symmetriemöglichkeit (Fig. LXIX c), nämlich die, daß zwei Zentren in die Medianebene fallen, die beiden anderen sich rechts und links gegenüberstehen. Diese Anordnung wird sich in der Natur sogar noch symmetrischer gestalten können, als es in unserem Schema gezeichnet ist.

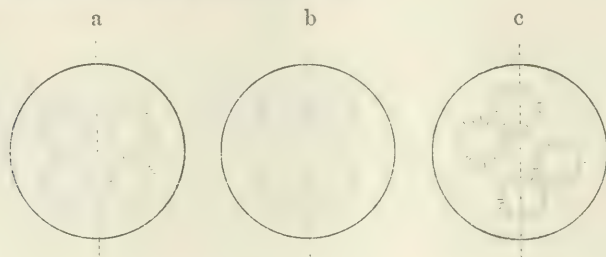


Fig. LXIX.

Aus diesen drei Stellungen würden sich nun alle von mir beobachteten Verteilungsmodi zwanglos ableiten lassen. Die Plutei der Figg. 69 und 72 repräsentieren den Typus a, Fig. 75 den Typus b, Fig. 71 den Typus c. Der Umstand, daß die Grenze des amphi- und monokaryotischen Bereichs fast nirgends ganz genau unserer Forderung entspricht, ließe sich einmal durch geringe Ungleichheiten in der Größe der Blastomeren erklären; in viel höherem Maße aber wäre er jedenfalls dadurch bedingt, daß, mit Ausnahme des Falles der Fig. 75 und jenes der Fig. LXVIII (p. 175), sich bei allen Larven aus einer oder aus beiden Keimhälfen pathologische Elemente abgelöst haben, wodurch größere oder geringere Verschiebungen stattfinden müssen, welche, wie besonders stark in der Larve der Fig. 70, den ursprünglichen Verlauf der Grenzlinie stören.

Es mag nun noch hinzugefügt werden, daß das Wenige, was an den Tetraster-Larven hinsichtlich dieser Frage festzustellen war, sich unseren bei den Dreier- und Doppelspindel-Larven gewonnenen Anschauungen gut einfügen läßt. Wo eine ungefähre Bestimmung der vier Viertel überhaupt möglich war (Fig. 54a, Fig. 60 und Fig. 64), wies ihre Verteilung auf eine Zentrenstellung zurück, welche der in Fig. LXIXc für den Doppelspindeltypus gezeichneten entspricht.

### M. Pathologischer Effekt mehrpoliger Mitosen, die auf andere Weise entstanden sind.

War der Schluß richtig, daß disperme Eier, die sich pathologisch entwickeln, dies nur deshalb tun, weil die in ihnen auftretenden mehrpoligen Mitosen zu einer unrichtigen Verteilung der Chromosomen führen, so mußte es möglich sein, ganz ähnliche pathologische Erscheinungen dadurch an monospermen Keimen hervorzurufen, daß man auf irgend eine andere Weise mehrpolige Mitosen in ihnen zur Ausbildung brachte. Schon früher hatte ich Erfahrungen gemacht, die dieses Postulat zu bestätigen schienen. Ich hatte bei normal befruchteten Seeigeleiern durch Pressung oder Kälte die erste Furche unterdrückt (15), wodurch ganz ähnliche Folgezustände bewirkt wurden, wie sie oben für die dispermen Eier des Doppelspindeltypus beschrieben worden sind. Aus isolierten Objekten dieser Art entstanden Stereoblastulae, die denen aus dispermen Eiern vollkommen zu gleichen schienen.

Gerade als ich dieser Frage von neuem meine Aufmerksamkeit zuwendete, erschien eine wichtige Arbeit von E. B. WILSON (130), in der er zeigte, daß man die Zellteilung durch ein auch sonst vielfach verwendbares Mittel unterdrücken kann, nämlich durch Schütteln. Werden Seeigeleier, die gerade im Begriff sind, sich einzufurchen, einige Zeit geschüttelt, so wird bei vielen die Durchschnürung hintangehalten. Aus solchen Keimen hat WILSON normale Plutei erhalten.

Betrachten wir nun, was in diesen Keimen mit unterdrückter erster Furche geschieht, so sind die Verhältnisse zunächst in allen Fällen ziemlich gleichartig. Jeder Tochterkern mit seinem Cytozentrum bildet nach der richtigen Pause eine zweipolige Figur, und diese beiden Spindeln, die normalerweise den beiden primären Blastomeren angehören sollten, liegen in dem ungeteilten Protoplasma parallel nebeneinander. Der Zustand hat mit dem eines dispermen Doppelspindel-Eies sehr große Ähnlichkeit, nur daß in unserem jetzigen Fall in beiden Spindeln Amphikaryen vorhanden sind, dort dagegen in der einen bloß ein Spermakern. Wie dort tritt nun in der Regel — in den von mir beobachteten Fällen sogar ausnahmslos — die Protoplasmadurchschnürung nur zwischen den durch Chromatin verbundenen Polen auf, d. h. es entstehen zwei ebenfalls doppelwertige Zellen.

So gleichartig diese Anfänge sind, so verschieden kann das schließliche Schicksal solcher Keime sein. In den Fällen von



WILSON entstanden normale Plutei; meine oben erwähnten Objekte dagegen hatten sich ausnahmslos pathologisch entwickelt. Wir stoßen also hier auf die nämlichen Differenzen, wie bei den dispermien Doppelspindel-Eiern; und wenn wir nach der Ursache dieser Verschiedenheit fragen, so werden wir auf das gleiche variable Moment gewiesen, wie dort: ob sich nämlich die schließlich entstehenden einwertigen Zellen durch Vermittelung zwei- oder mehrpoliger Mitosen bilden. Für die von mir verfolgten Fälle wäre das letztere anzunehmen. In der Tat waren bei einigen Objekten, bei denen die erste Furche durch Pressung unterdrückt worden war und die ich vor der Uebertragung in das Zuchtgefäß längere Zeit unter dem Deckglas beobachtet hatte, in einzelnen Blastomeren die zwei Kerne verschmolzen und dann vierpolige Mitosen aufgetreten.

Für die WILSONschen Fälle dagegen dürfen wir es nach seinen Angaben und Zeichnungen als sicher betrachten, daß die andere Alternative verwirklicht war. Offenbar besaß das Eimaterial, mit dem er experimentiert hat, in besonders hohem Grad die Fähigkeit, Protoplasmateilung auch zwischen Sphären zu bewirken, die nicht durch Chromatin gekoppelt waren. So traten hier schon auf frühen Furchungsstadien lauter einwertige Zellen auf, deren Kerne alle durch Zweiteilung entstanden und also normale Amphikaryen waren.

Während nun diese WILSONschen Ergebnisse, da seine Objekte sich normal entwickelten, für unsere Frage völlig eindeutig sind, könnte gegen die meinigen der Einwand erhoben werden, daß die hierbei konstatierte pathologische Entwicklung nicht durch die Intervention mehrpoliger Mitosen, sondern durch irgend eine andere Schädigung: durch die Abkühlung oder durch die Pressung oder bei den in ihrer Furchung verfolgten Keimen durch die lange Absperrung unter dem Deckglas, verursacht worden sei.

Um diesen Einwand auszuschließen, habe ich nun noch eine Reihe von Versuchen mit dem von WILSON als unschädlich nachgewiesenen Schüttelverfahren angestellt, wobei die Eier, um jede andere Schädigung zu vermeiden, direkt in das Zuchtgefäß isoliert wurden. Um überdies im gleichen Keim einen normalen Kontrollbereich zu haben, beschränkte ich das, was WILSON mit dem ganzen Ei ausgeführt hatte, auf eine oder einige bestimmte Blastomeren.

Von diesen Experimenten war schon oben (p. 82) bei Besprechung der Larvensymmetrie die Rede. Anstatt die Eier

während der ersten Teilung zu schütteln, wurde dieser Eingriff während der zweiten, dritten oder vierten vorgenommen. Es sind unter den zahllosen Eiern einer Kultur immer einige, bei denen sich die beiden primären Blastomeren nicht genau im gleichen Stadium befinden, und noch größer sind diese zeitlichen Differenzen bei der weiteren Furchung. Es gelingt daher leicht, nachdem man die Eier z. B. beim Uebergang vom Zwei- zum Vierzellen-Stadium geschüttelt hat, Objekte zu finden, bei denen die Furche auf der einen Seite unterdrückt worden ist, auf der anderen nicht. Ein solcher Keim ist also nach unserer Theorie in seiner einen Hälfte sicher normal, die andere Hälfte kann normal oder in verschiedenem Grad pathologisch werden, je nach der Art der Mitosen, welche beim Uebergang zum Zustand einwertiger Zellen auftreten.

Bei einem Versuch dieser Art (Echinus, 3. Februar 1902) wurden 65 solche Objekte isoliert. Von diesen entwickelten sich 41 völlig normal, die übrigen 24 erreichten zwar alle das Pluteus-stadium, zeigten aber in mehr oder weniger ausgeprägter Weise pathologische Verhältnisse. Und zwar lassen sich diese letzteren Larven wieder in zwei Gruppen teilen. Die einen enthielten sehr große pathologische Elemente im Innern, größere oder kleinere Furchungszellen, meistens auf die eine Larvenhälfte lokalisiert. Diese Objekte waren als symmetrische Plutei ausgebildet, die sich von den völlig normalen nur durch etwas geringere Größe unterschieden. Bei den anderen bestanden die nach innen getretenen Massen aus ganz kleinen Zellen oder deren Zerfallsprodukten. Drei solche Objekte sind in Fig. 16—18 (Taf. III) abgebildet. Sie veranschaulichen, in wie verschiedener Menge diese pathologischen Teile auftreten können, zugleich auch, daß dieselben genau entweder der rechten oder der linken Larvenhälfte angehören. Stets sind diese Larven asymmetrisch; einer völlig typisch und gesund entwickelten Larvenhälfte steht diejenige, welche die pathologischen Elemente enthält, verkümmert gegenüber, um so verkümmelter, je reichlicher sie mit kranken Teilen beladen ist.

Wir begegnen hier also wieder der mit zunehmendem Alter sich vermindernden Regulationsfähigkeit, von der oben (p. 135) bei den Dreiern mit einem pathologischen Drittel die Rede gewesen ist.

Wenn ich nun auch für keinen der genannten 65 Keime anzugeben vermag, wie seine späteren Teilungen verlaufen waren, so kann doch, wie ich glaube, die Deutung der Ergebnisse nicht zweifelhaft sein. Denn daß in der Entwicklung der Keime, bei denen eine Furche unterdrückt worden ist, die Doppelwertigkeit

der Zellen in sehr variabler Weise hier durch weniger, dort durch mehr Teilungsschritte bewahrt bleibt und daß der Uebergang zu einwertigen Zellen in gleichfalls variabler Weise bald durch zwei-, bald durch vierpolige Mitosen vermittelt wird oder unter Umständen ganz unterbleibt, dies alles ist sicher. Die in der Entwicklung unserer Larven konstatierten Verschiedenheiten stimmen also mit unseren Erwartungen aufs vollkommenste überein. Sie zeigen, daß Erkrankung nur in dem Bereich des Keimes eintritt, in dem doppelwertige Zellen entstanden sind, daß aber auch diese Teile durchaus nicht notwendig krank werden, sondern nur unter gewissen Bedingungen, als welche wir eben nichts anderes als die mehrpoligen Teilungsfiguren ansehen können.

Außer den genannten Versuchen, bei denen die Teilung der einen  $\frac{1}{2}$ -Blastomere unterdrückt worden war, habe ich noch folgende andere ausgeführt:

Unterdrückung der Teilung in einer  $\frac{1}{4}$ -Blastomere,

Unterdrückung der Teilung im animalen Ring beim Uebergang vom 8- zum 16-Zellen-Stadium,

Unterdrückung der Mikromerenbildung.

Von diesen Versuchen, welche in mancher Hinsicht von entwicklungsphysiologischem Interesse sind und in dieser Bedeutung anderwärts erörtert werden sollen, will ich hier nur noch die letztangeführten etwas näher beschreiben, weil sie die Bedeutung dieser Versuchsart für unser gegenwärtiges Problem besonders klar illustrieren.

Es wurden (Versuch vom 22. Februar 1902) Echinus-Eier, die gerade im Begriff standen, die Mikromeren zu bilden, etwa eine Minute lang mäßig geschüttelt. Es konnten 6 Exemplare isoliert werden, bei denen die Mikromerenbildung unterdrückt worden war, während sich die 4 animalen Zellen regulär in 8 geteilt hatten. Daß die Mikromerenfurche nicht etwa aus einem anderen Grund unterblieben war, ging daraus hervor, daß noch Einbuchtungen an den Stellen zu erkennen waren, wo die Furche hätte durchschneiden sollen.

Das weitere Schicksal dieser 4 doppelwertigen vegetativen Zellen ist nun das folgende. In einer jeden von ihnen stehen sich (Fig. LXXa) zwei Kerne gegenüber, deren einer gegen den Äquator des Keimes gerichtet ist, der andere gegen den vegetativen Pol. An Stelle des ersteren zeigt sich später eine zum Äquator parallele Spindel, an Stelle des letzteren eine meridionale



(Fig. LXX b). Beide Spindeln nehmen also genau die Positionen ein, wie wenn die Teilung nicht unterdrückt worden wäre. Die nun folgende Teilung verlief in fünf von den 6 Fällen so, daß die meridionale Spindel, die immer noch in einer Vorwölbung des Plasmas gelegen war, eine kleine Zelle zur Abschnürung brachte (Fig. LXX c). Es sah aus, als träten die unterdrückten Mikromeren einfach verspätet auf. Die horizontal gestellte Teilungsfigur brachte es nur zu einer einseitigen, vom Äquator des Keimes her einschneidenden Furche, die dort, wo sie auf den inneren Pol der meridionalen Spindel stieß, ihr Ende fand und später wieder rückgängig gemacht wurde. Es waren also in diesen Keimen die 8 normalen Mesomeren vorhanden, sowie, wenn auch nicht die

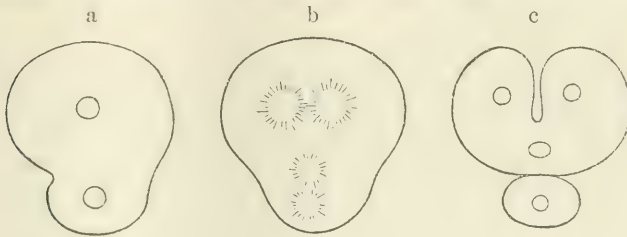


Fig. LXX.

eigentlichen, so doch typische einwertige Mikromeren; an Stelle der normalen Makromeren dagegen fanden sich dreiwertige Zellen, für welche eine Zerlegung in einwertige ohne Intervention mehrpoliger Mitosen sehr unwahrscheinlich ist.

Dementsprechend gingen aus diesen 6 Keimen neben einer fast normalen Larve 5 hervor, die größere und kleinere pathologische Zellen enthielten; doch waren die gesunden Teile genügend, um wohlgestaltete und symmetrische Plutei entstehen zu lassen, die nur alle dadurch eigentümlich waren, daß der Darm, verglichen mit dem der normalen Kontrollobjekte, sich, bei typischer Gliederung, deutlich verkümmert erwies. Dieser Defekt ist leicht dadurch zu erklären, daß gerade die in unseren Larven pathologisch gemachten Makromeren es sind, aus denen bei der typischen Entwicklung der Darm entsteht.

Wir haben nun die durch Furchenunterdrückung gewonnenen pathologischen Objekte noch etwas genauer mit dispermen Larven zu vergleichen. Da ist vor allem die überraschende Ähnlichkeit

der beiderlei Produkte hervorzuheben, derart, daß z. B. Larven, wie die in Fig. 16 und 18 (Taf. III) abgebildeten ganz ebensogut aus dispermen Eiern stammen könnten. Und darin liegt ja die Hauptbedeutung dieser Versuche. Was könnte auf den ersten Blick verschiedener erscheinen als das Eindringen zweier Spermien in ein Ei und das Schütteln eines normal befruchteten Eies beim Uebergang vom zwei- zum vierzelligen Stadium! Und doch ist der Effekt unter Umständen der gleiche. Dies nötigt uns eben, hinter diesen beiden so verschiedenartigen Erscheinungen nach einer Wirkung zu suchen, die beiden gemeinsam ist, und als solche kann nichts anderes betrachtet werden, als daß die Doppelbefruchtung genau wie das Schütteln zur Bildung von Zellen mit mehr als zwei Polen führt und als Folge davon zur Entstehung mehrpoliger Teilungsfiguren.

Es mag noch darauf hingewiesen sein, daß eine infolge von Furchenunterdrückung doppelwertige Zelle, in der sich dann eine vierpolige Mitose ausbildet, günstiger gestellt ist, als ein dispermes Tetraster-Ei, da dort alle Chromosomenarten 4-fach, hier nur 3-fach vertreten sind. Die Aussichten der ersteren Objekte dürften also mehr denen der dispermen Dreier als denen der Vierer entsprechen. Des weiteren ist nun ein Kennzeichen namhaft zu machen, welches die durch partielle Furchenunterdrückung krankhaft veränderten Keime von den im übrigen oft so ungemein ähnlichen dispermen Doppelspindelkeimen unterscheiden läßt, nämlich daß die letzteren aus einem groß- und kleinkernigen Bezirk zusammengesetzt sind, wogegen bei den ersteren alle durch zweipolige Mitosen entstandenen Kerne gleich groß sein müssen. Aber auch diese Larven können in beschränktem Maß Kerne von anderen Größen darbieten, insofern nämlich die Möglichkeit besteht, daß auch aus mehrpoligen Mitosen unter Umständen normale Kerne sich ableiten.

Worauf wir weiterhin die beiderlei Larven zu vergleichen haben, das ist die Art ihrer Asymmetrie. Bei Besprechung der aus dispermen Dreiern entstandenen gesunden Plutei haben wir erfahren (p. 105), daß sie fast alle mehr oder weniger asymmetrisch sind. Wir sind dort zu dem Schluß gelangt, daß diese Asymmetrie, wenn auch nicht ausschließlich, so doch zum größten Teile darauf beruhen müsse, daß in den beiden Larvenhälften „individuell“ verschiedene Tendenzen wirksam seien. Auch bei den Doppelspindellarven der Figg. 71, 72 und 75 (Taf. IX) schien die Asymmetrie mit den Bereichen verschiedener Kernsubstanz zusammen-

zufallen und also im gleichen Sinn zu sprechen. Nun hat sich gezeigt, daß auch die normal befruchteten Keime, bei denen in der einen Hälfte mehrpolige Mitosen erzeugt worden waren, asymmetrisch sind (Fig. 17, Taf. III). Hier kann aber kaum ein Zweifel bestehen, daß die verschiedene Entwicklung der beiden Larvenhälften nicht einen verschiedenen Typus bedeutet, sondern lediglich eine Verkümmernng der einen Seite infolge des durch die Ausschaltung einzelner pathologischer Stellen geschaffenen Defekts. So könnte man geneigt sein, auch die Asymmetrie der dispermen Plutei in diesem Sinn zu deuten.

Demgegenüber ist jedoch erstens zu bedenken, daß bei den dispermen Dreier-Larven, von denen bei jenen Betrachtungen über Asymmetrie die Rede war, gar keine pathologischen Elemente abgestoßen waren, daß also dieser Grund für partielle Verkümmernng dort keine Rolle gespielt haben kann.

Zweitens aber kommen bei den dispermen Larven Asymmetrieen vor, die nicht auf schwächerer Entwicklung der einen Larvenhälfte beruhen, sondern darauf, daß die beiden Hälften bei gleicher Stärke nach einem verschiedenen Typus gebaut sind. Als solche Larven wurden oben besonders diejenigen der Figg. 21 a und 28 (Taf. IV) namhaft gemacht. Es ist sehr lehrreich, diese Bilder mit dem der Fig. 17 (Taf. III) zu vergleichen. Bei der letzteren Larve ist der Skeletttypus beiderseits essentiell gleich, nur sind alle Teile: Scheitelstab, Mittelstab, Oralstab und vor allem der Analstab auf der einen Seite kürzer. Besondere Beachtung verdient die Tatsache, daß die Mittelstäbe genau aufeinander passen, wodurch ein ganz kontinuierlicher Uebergang von der einen Seite zur anderen vermittelt wird. Damit vergleiche man nun die Larve der Fig. 28. Auf der einen Seite ist der Scheitelstab länger, auf der anderen der Analstab, die Mittelstäbe verlaufen in ganz verschiedenem Niveau. Hier ist also die mosaikartige Zusammenfügung verschiedener Skeletttypen unverkennbar.

Es braucht kaum gesagt zu werden, wie gut diese Unterschiede zwischen den dispermen Dreierlarven und den durch die pathologische Wirkung einseitiger Furchenunterdrückung asymmetrisch gewordenen Larven mit unseren Anschauungen harmonieren. Bei den letzteren findet sich in allen gesunden Teilen, mit vielleicht ganz geringen Ausnahmen, Kernsubstanz gleicher Art, wogegen sie bei den Dreierlarven in den einzelnen Bezirken notwendig verschieden sein muß.



## N. Ueber die Zellenerkrankung in dispermen Keimen.

In den vorhergehenden Kapiteln hat uns von den pathologischen Folgen der Dispermie nur die Tatsache beschäftigt, daß einzelne Larvenbezirke erkranken und damit ihre Entwicklung einstellen; jetzt ist noch zu betrachten, worin diese Erkrankung besteht. Wir wissen schon, daß der Verlauf in den weitaus meisten Fällen der ist, daß die Zellen der Blastulawand ins Innere treten, wo sie im lebenden Zustand unregelmäßige Anhäufungen von größeren und kleineren, verschieden stark lichtbrechenden Ballen und Körnern darstellen. Macht man darin durch Färbung die Kerne sichtbar, so erscheinen sie zumeist als „Halbmonde“, d. h. als intensiv gefärbte homogene Kugelschalen, die einen achromatischen Körper in der Regel zur Hälfte umschließen. Erst das genauere Studium einer größeren Zahl von Fällen und vor allem der frühesten Stadien der Erkrankung belehrte mich, daß der Prozeß weit mannigfaltiger und aus diesem Grund für das Problem der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen von viel größerer Bedeutung ist, als ich anfänglich, wo der bloße Gegensatz von gesund und krank meine ganze Aufmerksamkeit in Anspruch nahm, gedacht hatte.

Das späte Erkennen der sich hier erhebenden Fragen ist der Grund, warum ich diese Seite unseres Gegenstandes nicht so eingehend behandeln kann, wie es wünschbar wäre. Besonders war es nicht mehr möglich, das, was die in Pikrin-Essigsäure oder Formol konservierten und in Karmin gefärbten Totalpräparate, sowie einige mit Eisenhämatoxylin behandelte Schnittserien darboten, noch vermitteltst anderer Konservierungs- und Färbungsmethoden zu ergänzen. So tragen die folgenden Mitteilungen einen vorläufigen Charakter, und ich beschränke sie auch noch deshalb auf die mir am wesentlichsten erscheinenden Umrisse, weil mein Freund und früherer Schüler, Herr J. A. MURRAY in London, die Absicht hat, auf Grund meiner Präparate und weiterer eigener Untersuchungen, von denen einiges schon in die folgende Darstellung aufgenommen worden ist, Ausführlicheres über den Gegenstand zu veröffentlichen.

### I. Der Zeitpunkt der Erkrankung.

In weitaus den meisten Fällen sehen die jungen dispermen Blastulae noch völlig gesund aus. Der Umschlag ins Pathologische setzt gewöhnlich in den völlig aufgeblähten Blastulae ein, vor, während oder nach der Bildung des primären Mesenchyms. In

seltenen Fällen werden schon größere oder kleinere Furchungszellen ins Innere verlagert; doch ist es mir zweifelhaft, ob es sich hierbei um eine spezifische Wirkung der Doppelbefruchtung und nicht vielmehr um einen pathologischen Vorgang anderer Art handelt. Solange die Bedingungen, unter denen dieses frühzeitige Ausscheiden aus der Entwicklung zu stande kommt, nicht genauer bekannt sind, hat dasselbe für unsere Fragen kein Interesse.

Viel wichtiger ist es, daß die Erkrankung auch bedeutend später als im Blastulastadium erfolgen kann. Man findet Gastrulae und Plutei, bei denen der Prozeß eben beginnt oder wenigstens noch im Gang ist. Zwei Beispiele mögen dies illustrieren. Fig. 77 (Taf. X) zeigt den optischen Schnitt durch eine Gastrula aus einer isolierten  $\frac{1}{8}$ -Blastomere eines dispermen Echinuseies (Versuch vom 25. März 1905). Sowohl im Ektoderm wie im Entoderm sieht man, noch ziemlich vereinzelt, erkrankte Zellen, zum Teil gerade im Begriff, das Epithel zu verlassen. In Fig. 81 (Taf. X) ist ein Stück der Wand eines Dreierpluteus von *Strongylocentrotus* (Versuch vom 6. Januar 1902) wiedergegeben. Die Larve ist sehr gut entwickelt, in der ganzen rechten Seite und im Scheitel völlig normal, im Bereich des linken Anal- und Oralstabes verkümmert. Dieser Teil der Larve, aus ziemlich kleinkernigen Zellen bestehend, ist erkrankt, aber offenbar erst sehr spät, denn ein großer Teil dieser Zellen bildet noch Larvenwand, zum Teil allerdings mit schon stark metamorphosierten Kernen.

Es ist nach dem Gesagten kaum mehr nötig, hervorzuheben, daß im gleichen Keim der eine Bereich früher, ein anderer später erkranken kann. Ja dies ist sogar das gewöhnliche Verhalten. Einige Fälle aber von dispermen Vierern habe ich verfolgt, wo sich die völlig normal aussehende Blastula im Verlauf ganz kurzer Zeit in allen ihren Teilen trübte und nach einigen Stunden in einen regungslosen Klumpen verwandelt war.

Handelt es sich in dem bisher Gesagten um zeitliche Verschiedenheiten zwischen Bereichen, die aus verschiedenen primären Blastomeren stammen, so haben wir nun als eine auffallendere zeitliche Differenz die Erscheinung zu erwähnen, daß häufig auch die Zellen eines und desselben Drittels oder Viertels nicht zur gleichen Zeit krank werden. Dies läßt sich am deutlichsten an den aus dem Verband gelösten primären Blastomeren erkennen. „Stereoblastulae“, d. h. Gebilde, die aus einer epithelialen Wand und pathologischem Inhalt bestehen,

könnten ja, wenn alle Abkömmlinge einer primären Blastomere im gleichen Moment krank würden und ihre epitheliale Anordnung aufzugeben strebten, aus solchen Partialkeimen gar nicht entstehen, sondern nur durchaus gleichartige Zellenhaufen. In der Tat läßt sich häufig genug beobachten, daß sich eine disperme  $\frac{1}{3}$ - oder  $\frac{1}{4}$ -Blastula sehr rasch in einen unregelmäßigen Klumpen pathologischer Zellen verwandelt, der noch längere Zeit seinen Zusammenhang bewahren kann. Daneben gibt es aber unter den dispermen Partialkeimen nicht selten Stereoblastulae von längerem Bestand. Alle Zellen eines solchen Keimes enthalten Kerne der gleichen Art und sind also nach unseren Anschauungen äquivalent. Warum sind die einen krank, die anderen noch nicht? Auch in Ganzkeimen bemerkt man nicht selten, daß zuerst nur einzelne Zellen aus einem Wandbereich austreten und erst allmählich mehr.

Diese Tatsache wird vielleicht verständlicher, wenn man beachtet, welche zeitlichen Differenzen bei den Larven der Echiniden in einem anderen Punkt bestehen, nämlich hinsichtlich der Teilungsschritte der einzelnen Zellen. Es unterliegt nach den Kernzählungen von H. SCHMIDT keinem Zweifel, daß zu einer Zeit, wo viele Zellen schon aufgehört haben, sich zu teilen, andere noch eine Teilung erleiden, daß sie also gegenüber jenen länger und unter Umständen viel länger in einem „jüngeren“ Zustand verharren. Da nun die Erkrankung der Zellen in dispermen Larven erst mit einem bestimmten Entwicklungsstadium einsetzt, so liegt die Annahme sehr nahe, daß die einzelnen Zellen eines solchen Bereiches erst dann erkranken, wenn sie eine bestimmte Zahl von Teilungen hinter sich haben; und wenn also, wie wir eben gesehen haben, die Zellen eines gleichkernigen Bezirks in dieser Hinsicht voneinander verschieden sind, so läßt sich auch verstehen, warum sie zu verschiedenen Zeiten erkranken.

Bei der Beurteilung der länger bestehenden Stereoblastulae aus isolierten primären Blastomeren dürfte auch noch die ungeheure Zähigkeit in Betracht zu ziehen sein, mit der die Larvenzellen den epithelialen Zusammenhang zu bewahren streben. Zu ganz dünnen Scheibchen platten sich die letzten Zellen der Wand ab, um in ihrer geringen Zahl doch noch den epithelialen Abschluß aufrecht zu erhalten, auch wenn sie schon deutliche Anzeichen pathologischer Veränderung an sich tragen. Wären sie die ersterkrankten gewesen, so hätten sie in diesem Zustand vermutlich die Wand schon verlassen.



## II. Die pathologischen Veränderungen der erkrankten Zellen.

Schon im Kapitel E haben wir zwei Haupttypen der Erkrankung unterschieden, nämlich Auflösung eines Wandbereichs nach außen (Fig. XV und XVI, p. 56) und Abstoßung der Wandungszellen nach innen (Fig. XVII—XX, p. 56/57). Diese zwei Vorgänge sind scharf auseinanderzuhalten. Bei dem letzteren machen die Zellen einen deutlich kranken Eindruck, bei dem ersteren erscheinen sie völlig gesund. Beide Prozesse kommen nicht selten in der gleichen Larve nebeneinander vor, wie z. B. bei der in Fig. 79 (Taf. X) abgebildeten Blastula, die aus einem simultan viergeteilten Echinus-Ei stammt und, als sie konserviert wurde, etwa 24 Stunden alt war. Hier findet man einen Teil der ursprünglichen Wand, offenbar ein Viertel, in Gestalt pathologischer Massen mit stark veränderten Kernen nach innen getreten, während ein anderer Bereich sich gerade in seine Zellen auflöst, von denen einige ganz locker anhängende durch die Prozeduren, die der Keim bis zur Einbettung in Balsam durchzumachen hatte, weggerissen worden sind.

Bei diesem letzteren Typus der Erkrankung ist das einzige vom Normalen Abweichende, daß die Zellen nicht mehr Epithel bleiben wollen. Ganz ähnlich wie im kalkfreien Seewasser nehmen sie Kugelgestalt an und fallen auseinander. Ihre Kerne sehen ganz normal aus und befinden sich — ein Zeichen bester Gesundheit — häufig im Teilungszustand. Ja es scheint nach den Fällen, die ich mit Reagentien untersucht habe, daß Mitosen in diesen sich auflösenden Wandbezirken sogar besonders häufig sind. Man betrachte als Beleg Fig. 80, welche ein Stück einer 24 Stunden alten Echinusblastula darstellt, wo die Auflösung eines Viertels der Wand gerade beginnt. Fast alle Zellen sind in Teilung. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß hier die krankhafte Tendenz der Zellen, sich voneinander zu lösen, durch das Abrundungsbestreben, das jeder in Teilung begriffenen Zelle zukommt, unterstützt wird.

Die Auflösung kommt, soweit ich beobachtet habe, stets im Blastulastadium vor. Die Größe der Zellen ist in den einzelnen Fällen verschieden. Freilich kann man auch in dem gleichen sich auflösenden Bezirk Zellen finden, von denen die einen doppelt so groß sind als die anderen, was daraus, daß gerade während der Auflösung Zellteilungen ablaufen, leicht erklärlich ist.

In den sich voneinander lösenden Zellen der Fig. 80 vermochte ich die Chromosomen in mehreren Äquatorialplatten mit großer Sicherheit zu zählen; es sind 31, also fast die Normalzahl.

Die Erscheinung, daß in den betrachteten dispermen Keimen völlig lebenskräftige Zellen sich an den Leistungen der Gesamtheit nicht mehr beteiligen, sondern ihre eigenen Wege gehen, daß sie nicht mehr organotypisch — nach R. HERTWIGS (80) treffendem Ausdruck — sondern nur cytotypisch sich betätigen, diese Erscheinung ist es vor allem, auf die sich die früher (22) von mir ausgesprochene Vermutung stützen darf, daß im Metazoenkörper mehrpolige Mitosen die Ursache von Geschwülsten sein könnten. Ja die Analogie zwischen diesen Zellen dispermer Keime und den Geschwulstzellen geht vielleicht noch weiter; müßte doch die Entstehung der Metastasen durch die Tendenz gegenseitiger Loslösung, wie sie uns bei den in Rede stehenden dispermen Keimen begegnet ist, entschieden befördert werden.

Im Gegensatz zu der meist ziemlich rasch erfolgenden Auflösung eines Wandbezirks nach außen vollzieht sich der Prozeß der Abstoßung kranker Zellen nach innen gewöhnlich langsamer, wie dies oben schon erwähnt worden ist. So haben die Nachbarzellen Zeit, den entstehenden Defekt sofort durch geringe Gestalts- oder Ortsveränderung zu reparieren, und eine solche Larve bleibt dauernd ganzwandig, mag auch die Hälfte der Wandzellen oder noch mehr nach innen getreten sein. Es kommen aber auch nicht ganz selten Fälle vor, wo alle Zellen eines Drittels oder Viertels nahezu gleichzeitig erkranken und wo dann auch bei dieser Art der Erkrankung der epitheliale Zusammenhang für einige Zeit unterbrochen wird. Doch ist dieser Zustand von dem vorhin besprochenen scharf unterschieden, denn man erkennt deutlich die trüben, in Zerfall begriffenen Massen, zum Teil im Innern der Blastulahöhle gelegen, zum Teil mit fetzigen Rändern nach außen hervorragend. Allmählich schließen sich auch hier die gesunden Nachbarteile zusammen, wobei größere oder kleinere Stücke des pathologischen Klumpens nach außen abgestoßen werden können.

Der Zustand, in welchem die erkrankten Zellen das Epithel verlassen, ist ein sehr verschiedener. Man findet in manchen Larven pathologische Massen, deren Kerne sich von den normalen Kernen der Wand kaum unterscheiden. In anderen Fällen dagegen zeigt die noch im Epithel steckende kranke Zelle einen Kernzustand, der nach den Befunden an den ältesten Larven als das Endstadium der Kerndegeneration erscheint, nämlich die Anordnung des Chromatins zu einer homogenen Halbkugel, dem „Halbmond“. Die  $\frac{1}{3}$ -Gastrula der Fig. 77 (Taf. X) bietet dieses Verhalten dar.

Zwischen diesen beiden Extremen finden sich mancherlei Zwischenstufen, selbst im gleichen Bezirk können verschiedene Zustände nebeneinander vorkommen.

Ich war zuerst der Meinung, daß alle diese verschiedenen Bilder von degenerierenden Kernen nur verschiedene Stadien oder Formen eines wesentlich gleichartigen Prozesses darstellen. Je mehr Objekte ich aber prüfte, um so deutlicher drängte sich mir die Ueberzeugung auf, daß verschiedene Arten von Erkrankung unterschieden werden müssen, kenntlich an der verschiedenen Beschaffenheit der Kerne. Die auffallendsten Typen seien im folgenden aufgeführt.

1) Fälle, wo Zellen mit fast normalen Kernen nach innen abgestoßen worden sind (Fig. 92). Dies ist, abgesehen von der Auflösung nach außen, jedenfalls der geringste Grad von pathologischem Verhalten. Ein einziges Mal habe ich in einem Haufen solcher Zellen eine Mitose gefunden. Dabei ist es freilich nicht ausgeschlossen, daß diese Zelle eine normale Mesenchymzelle war.

2) Fälle, wo die Kerne der nach innen getretenen Zellen zwar die normale Form ziemlich unverändert beibehalten, das Chromatin aber sich nicht in Gestalt eines feinen Retikulums darstellt, sondern grober anastomosierender Stränge, die größtenteils der Kernoberfläche anliegen (Fig. 93).

3) Fälle, wo die Kerne der noch im Epithelverband liegenden Zellen sich ohne Formänderung in blaß gefärbte homogene Kugeln umwandeln (Fig. 90), über deren weiteres Schicksal ich nichts aussagen kann.

4) Fälle, wo die Kerne der noch im Epithel befindlichen Zellen im Vergleich zu ihrem Protoplasmakörper sehr groß werden und dabei, unter Bewahrung der retikulären Struktur, so blaß und so wenig scharf begrenzt, daß man sie kaum mehr vom Protoplasma unterscheiden kann (Fig. 88). Wo der Prozeß weit vorgeschritten ist, möchte man die Zellen für kernlos halten. Treten diese Zellen nach innen, so scheinen sie sofort bis auf einen flachen, blassen, schalenförmigen Rest zu zerfallen.

5) Fälle, wo der Kern einseitig blaß wird, während er im übrigen Bereich sein typisches Aussehen bewahrt (Fig. 85). Dieser Zustand führt zu einem Platzen der Kernhülle; man findet einen farblosen homogenen Tropfen oder mehrere solche (Fig. 85c), auf deren Oberfläche an irgend einer Stelle das zu einem kleinen



Klumpen zusammengezogene Chromatin aufliegt. Fig. 85 b stellt diesen Prozeß in einem mittleren Stadium dar.

6) Fälle, die mit den vorigen verwandt erscheinen, insofern sich eine große Vakuole gebildet hat, der der Kern angeschmiegt ist. Der Unterschied liegt darin, daß in unserem jetzigen Fall bei dieser Veränderung, die auch hier auf einem Austritt eines farblosen Tropfens aus dem Kern zu beruhen scheint, der übrige Teil des Kerns nicht zu einem homogenen Chromatinklumpen zusammenschrumpft, sondern seine Bläschenform und typische Struktur bewahrt (Fig. 87). Wie sich diese Kerne weiter verändern, weiß ich nicht.

7) Fälle, wo der Kern in mehrere, gewöhnlich in zwei verschieden beschaffene färbbare Teile zerfallen ist, nämlich ein mehr oder weniger typisches Kernbläschen und einen homogenen Chromatinbrocken (Fig. 97). Häufig zerfällt die Zelle, diesen beiden Bestandteilen entsprechend, in zwei Stücke. Unter diesem Typus scheint es noch verschiedene Spezialfälle zu geben, von denen einer vielleicht in dem Bild der Fig. 91 seine Vorstadien findet. Man sieht ein Stück Wand einer dispermen Viererblastula von Echinus mit zahlreichen Zellen, die Mitosen enthalten oder, richtiger gesagt, isolierte Chromosomen. Denn eine Anordnung zu Äquatorialplatten scheint nicht vorzukommen; von Sphären ist in dem Präparat nichts zu erkennen. Diese Zellen zeigen unregelmäßige Umrisse, wie wenn sie amöboid beweglich wären. Dabei finden sich oft einzelne Chromosomen von den anderen weit abgedrängt oder gar in einem völlig abgeschnürten Protoplasma-teil gelegen. Auf diese Weise dürften die zahlreichen zwischen den ruhenden Kernen zerstreuten Chromatinbrocken zu stande gekommen sein.

Endlich hat Herr MURRAY an Schnitten durch disperme Larven Zellen gefunden, welche in ihrem Protoplasma chromatische Teilchen zerstreut zeigen, von einer Art, die an Chromidien erinnert.

Es wird die Frage auftreten, ob die unterschiedenen Fälle wirklich typisch verschiedene Erkrankungen darstellen und nicht lediglich untergeordnete Variationen oder gar nur verschiedene Stadien des gleichen Prozesses. Es ist klar, daß hier große Vorsicht in der Deutung geboten ist. Man findet in der Tat im gleichen Larvenbezirke verschiedene Krankheitsbilder nebeneinander, wie dies aus den Figuren der Taf. X zu ersehen ist. Auch ist nicht auszuschließen, daß die fast normal aussehenden Kerne

der Fig. 92 in den Zustand derer der Fig. 93 übergehen, wie diese selbst vielleicht in dem so häufigen Degenerationsbild der hohlen Halbkugel endigen mögen. Allein selbst wenn dies der Fall sein sollte, müßte doch der Umstand, daß die eben genannten Zustände in älteren Larven vorkommen, während viel stärker degenerierte Kerne in jungen Stadien gefunden werden, als ein nicht zu vernachlässigender Unterschied in Anspruch genommen werden.

Als völlig selbständig steht jedenfalls neben den genannten Fällen der in Fig. 85 gezeichnete Typus da, wo das Chromatin eines normal erscheinenden Kerns durch einseitiges Austreten von „Kernsaft“ sofort in ein homogenes Klümpchen verwandelt wird. Und davon wieder verschieden, wenn auch verwandt, ist die Bildung der Bohnenkerne (Fig. 87) mit ihrer Vakuole daneben. Auch das Homogenwerden der großen kugelig gebliebenen Kerne (Fig. 90) und dann wieder das Abblassen bei Erhaltung der Netzstruktur (Fig. 88), auch diese Zustände lassen sich unmöglich als Stadien eines und desselben Prozesses auffassen.

Es ist dabei noch besonders darauf hinzuweisen, daß ein solcher Zustand sich fast immer sehr gleichartig durch einen ganzen zusammenhängenden Wandbereich verfolgen läßt und daß mit scharfer Grenze ein gesunder oder ein in anderer Weise erkrankter daran angrenzt.

Endlich müssen auch pathologische Veränderungen, wie sie in Fig. 91 und 97 gezeichnet sind, auf ganz besonderer Disposition dieser Zellen beruhen; denn sonst könnten nicht mit solcher Regelmäßigkeit die gleichen Bilder wiederkehren, die in anderen Keimen oder in anderen Bereichen des gleichen Keimes völlig fehlen.

Ohne also auf eine bestimmte Zahl Gewicht zu legen, halte ich es für ein nicht zu bezweifelndes Faktum, daß in dispermen Seeigelkeimen eine Anzahl verschiedener Krankheitsformen unterscheidbar sind. Mit der Größe der Zellen und Kerne haben diese Verschiedenheiten nichts zu tun. Das einseitige Platzen (Fig. 85 und 86), das Homogenwerden habe ich in gleicher Weise bei großen und kleinen Kernen gesehen. Der grob retikulierte Kern der Fig. 93 kommt gleichfalls in den verschiedensten Größen vor, ebenso die so häufig auftretende hohle Halbkugel, die für viele Erkrankungsarten den definitiven Kernleichnam darzustellen scheint. Bei der Beurteilung der Größe aller dieser stärker veränderten Kerne ist allerdings zu beachten, daß beim Zerfall der Zellen auch die Kerne nicht selten zerfallen, so daß

man in einem gleichartigen pathologischen Haufen identische Kerndegenerationsformen in sehr verschiedener Größe antreffen kann.

In Fig. 82 ist ein optischer Durchschnitt durch die Wand einer dispermen Blastula wiedergegeben, um das Austreten der kranken Zellen aus dem Epithel zu illustrieren. Auch Fig. 83 und 84 zeigen diesen Vorgang. Das Protoplasma der aus dem Verband ausscheidenden Zellen sieht in der Regel homogener aus, als das der noch epithelial angeordneten Nachbarzellen, und es beginnt nun zu zerfallen, wobei der Kern entweder in einem dieser Fragmente verbleibt oder völlig frei wird. Die Erscheinungen des Zellzerfalls sind ziemlich mannigfaltig; manchmal sieht man Formen, die auf amöboide Bewegungen hinweisen, meist aber größere oder kleinere abgerundete Ballen und Körner, teils homogen, teils granuliert oder schaumig.

Fragt man nun, was das primär Erkrankte ist, das Protoplasma oder der Kern, so kann ich darauf eine entscheidende Antwort nicht geben. Zwar zeigen sich in vielen Fällen Veränderungen am Kern, wo im Protoplasma noch gar nichts von solchen zu erkennen ist. Allein das Protoplasma dieser winzigen Zellen bietet eben so wenig an Merkmalen dar, daß dies nicht viel sagen will. Indirekt dagegen weisen unsere Erfahrungen mit Bestimmtheit auf den Kern als den ursprünglichen Sitz der Erkrankung hin. Denn wir sehen nicht nur überhaupt keinen Grund, warum das Plasma dispermer Keime erkranken sollte, sondern, was viel wichtiger ist, es wäre nicht zu verstehen, warum das Plasma in dem einen Keimviertel erkranken sollte, in einem anderen nicht, oder warum die Erkrankung sich hier in dieser, dort in einer anderen Weise äußern sollte. Sowie wir aber die Ursache der Erkrankung in unrichtiger Kombination von Chromosomen sehen, sind alle diese Verschiedenheiten sofort erklärlich.

So bilden die betrachteten Tatsachen eine weitere wichtige Stütze für die Theorie der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen. Wenn zur normalen Funktion eines Kerns das Zusammenwirken verschiedenwertiger Chromosomen nötig ist, so muß ein Kern, dem die Chromosomen a fehlen, einen anderen Defekt besitzen als ein Kern, dem die Elemente b fehlen. Und wenn das Fehlen dieser Chromosomen den Kern krank macht, so muß die Erkrankung im ersten Fall eine andere sein als im zweiten. Freilich ist damit nicht gesagt, daß wir von dieser Verschiedenheit etwas wahrnehmen müßten. Was wir an den pathologisch veränderten Kernen sehen,



sind jedenfalls nur die allergrößten Verhältnisse. Und wie also für die oberflächliche Betrachtung die Veränderungen menschlicher Leichen ganz die gleichen sein können, mag der Tod durch eine Erkrankung des Gehirns oder der Nieren verursacht sein, so wäre es denkbar, daß wir auch bei verschiedener Art von Kernerkrankung überall nur die gleichen Enderscheinungen beobachten könnten. In der Tat scheint die homogene chromatische Kugelschale, die so häufig in den pathologischen Massen dispermer Keime gefunden wird, einen relativen Endzustand — einen „Kernleichen“ — darzustellen, der nichts für unsere Fälle Spezifisches ist. Wo Kerne zu Grunde gehen, zeigen sich vielfältig die gleichen oder ähnliche Bilder; ich kenne sie nicht nur von den erkrankten Monasterlarven der Seeigel (Fig. 96), wo an ein Fehlen bestimmter Chromosomen nicht gedacht werden kann, sondern auch von degenerierenden Zellen bei Wirbeltierembryonen und ganz ähnlich bei gewissen Degenerationserscheinungen von Protozoen. Auch in der Litteratur finden sich da und dort entsprechende Angaben. Allein daneben bleibt die Tatsache bestehen, daß in den dispermen Seeigellarven auf den frühesten Stadien der Erkrankung mit Sicherheit eine Anzahl von Krankheitstypen unterscheidbar sind, die sich nicht auf einander zurückführen lassen. Und diese Tatsache stimmt eben mit der hier vertretenen Kerntheorie aufs beste überein.

---

Es ist schließlich zu bemerken, daß es sich bei den im Vorstehenden auf ihre Kernverhältnisse betrachteten dispermen Keimen um Fälle handelt, wo eine mehrpolige Mitose direkt zur Bildung einwertiger Zellen geführt hat, die sich fortan ganz regulär durch Zweiteilung vermehren. Etwas anderes ist es, wenn Zellen, die mehrere Pole enthalten, sich infolge nicht allseitiger Koppelung der Sphären nicht oder nur unvollständig teilen und schließlich nach einem oder mehreren Teilungsversuchen zum Stillstand gelangen. Hier lassen sich dann sehr variable Kernzustände beobachten, von deren Beschreibung ich absehen kann. In der oben (p. 183) beschriebenen normalbefruchteten Keimen, bei denen ein Teil der ersten Furchen unterdrückt worden war, treten sehr häufig solche Degenerationszustände auf, wogegen sie in dispermen Keimen der von mir allein berücksichtigten Typen sehr selten vorkommen und, wie am Eingang dieses Kapitels schon erwähnt worden ist, wohl als Folge einer zur Dispermie noch hinzutretenden Störung anzusehen sind.

## **O. Versuch, die pathologische Wirkung mehrpoliger Mitosen durch Störung der Kernplasmarelation zu erklären.**

Schon im Kapitel F (p. 61 ff.) ist die Frage erörtert worden, ob die pathologische Entwicklung dispermer Keime aus unrichtiger Menge von Kernsubstanz erklärt werden könne. Das Ergebnis dieser Betrachtungen war dieses, daß keine der hierbei möglichen spezielleren Annahmen, weder die eines Zuwenig, noch die eines Zuviel, noch die Annahme einer störenden Wirkung verschiedener Kernmengen im gleichen Keim, die Tatsachen der Dispermie zu erklären vermag. Die Belege für diese Beweisführung, soweit sie nicht dort schon vorgetragen worden sind, haben wir bei der Besprechung der einzelnen Typen kennen gelernt.

Bei jenen Erörterungen bin ich bereits auf die Frage eingegangen, ob vielleicht die Ursache der pathologischen Wirkung mehrpoliger Mitosen darin zu suchen sei, daß die Kernplasmarelation nur bei ganz bestimmten Chromosomenzahlen erreicht werden könne, bei Zwischenzahlen dagegen nicht. Schon dort wurde diese Frage verneint. Bei ihrer Wichtigkeit soll sie nunmehr auf Grund eines umfassenderen Materials nochmals untersucht werden. Es sind vier Kreise von Tatsachen, an denen wir die Annahme prüfen können.

### **I. Prüfung auf Grund der Kerngrößen dispermer Larven.**

Nach den Feststellungen im vorigen Heft ist unter identischen Bedingungen die Kerngröße vergleichbarer Körperstellen ein so sicheres Kriterium für die Zahl der darin enthaltenen Chromosomen, daß diese Zahl daraus annähernd berechnet werden kann. Von dieser Möglichkeit ist ja in den vorausgehenden Kapiteln häufig Gebrauch gemacht worden. Um also zu ermitteln, welche Chromosomenzahlen jedenfalls mit normaler Entwicklung verträglich sind, braucht man nur die Kerne völlig gesunder und normalgebildeter dispermer Larven zu messen. Schon oben wurden für einige normale Dreierlarven die aus solchen Messungen berechneten Chromosomenzahlen mitgeteilt; es waren die Zahlen 18, 36, 54; 18, 45, 45; 29, 36, 43; 28, 40, 40.

Ich gebe nun hier noch einige weitere solche Messungsergebnisse, die als besonders sicher bezeichnet werden dürfen. Sie beziehen sich auf 5 *Sphaerechinus*plutei der gleichen Zucht (14. Februar 1902), die, im gleichen Gefäß aufgewachsen, zur gleichen Zeit abgetötet worden und bis zum fertigen Dauerpräparat

in genau gleicher Weise behandelt worden waren. Alle 5 sind wohlgebildete Plutei von tadelloser Gesundheit; an jedem sind drei Kerngrößen unterscheidbar, wenn auch zum Teil so wenig verschieden, daß die Grenzen der einzelnen Bereiche nicht gezogen werden können.

Aus jedem Bezirk einer jeden Larve wurden einige benachbarte möglichst kugelige Kerne aufgesucht, die den mittleren Typus dieses Bezirks zu repräsentieren schienen, und diese bei gleicher Vergrößerung möglichst genau gezeichnet. An diesen Zeichnungen wurden unter der Lupe die Durchmesser gemessen. Die erhaltenen Zahlen sind für die

#### Kerndurchmesser (im Mittel)

Larve I	4	5,2	5,5
" II	3,6	5	5,7
" III	4,5	4,75	5,75
" IV	4,5	4,8	5,4
" V	4,5	5	5,5

Daraus berechnet sich das Verhältniß der Chromosomenzahlen

für Larve I	als	16 : 27 : 30
" " II	"	13 : 25 : 32
" " III	"	20 : 23 : 33
" " IV	"	20 : 23 : 29
" " V	"	20 : 25 : 30

Da die Gesamtsumme der Chromosomen der dreierlei Kerne in allen Keimen die gleiche sein muß, ist darin ein Kriterium gegeben, wie genau die Messungen sind; die Summe der für die Chromosomenzellen berechneten relativen Zahlen muß für jede Larve die gleiche sein. Das Ergebnis ist für

Larve I	73
" II	70
" III	76
" IV	72
" V	75

Die Uebereinstimmung dieser Zahlen ist so groß, als man es bei den unvermeidlichen Fehlern erwarten kann.

Rechnet man nun diese Verhältniszahlen auf 108 Chromosomen (18 in jedem Vorkern) um, so erhält man folgende Zahlen:

Larve I	24	40	44
" II	20	39	49
" III	28	31	49
" IV	30	35	43
" V	29	36	43



Es wären also, nach der Größe geordnet, in den 5 untersuchten dispermen Plutei folgende Chromosomenzahlen vertreten: 20, 24, 28, 29, 30, 31, 35, 36, 39, 40, 43, 44, 49.

Dazu kommt noch als hier nicht vertreten die für den Dreierpluteus der Fig. 11 (Taf. II) berechnete Zahl 54.

Wo sollte nun die Lücke sein, in der diejenigen Chromosomenzahlen liegen, für welche die Kernplasmarelation nicht erreichbar ist? Ich denke, wir sind nach diesen Resultaten zu der Behauptung berechtigt, daß es innerhalb der für uns in Betracht kommenden Grenzen solche Zahlen überhaupt nicht gibt.

## II. Prüfung auf Grund der Entwicklung von Fragmentlarven.

Wir haben die Frage, ob die in den Larvenzellen notwendige Relation von Kern und Protoplasma sich nur aus bestimmten Mengenverhältnissen beider Teile in der Ausgangszelle ableiten lasse, im Vorstehenden dadurch geprüft, daß wir untersuchten, wie sich verschiedene Kernmengen in (ungefähr) gleichen Protoplasamengen verhalten.

Wie schon oben hervorgehoben, läßt sich diese Prüfung aber auch dadurch vornehmen, daß man mit gleichen Kernmengen verschiedene Protoplasamengen kombiniert. Dies ist erreichbar durch Züchtung normalbefruchteter Eifragmente von verschiedener Größe. Bei diesen Versuchen hat man es mit ganz bestimmten Kernmengen zu tun, nämlich entweder mit Monokaryen oder mit Amphikaryen<sup>1)</sup>; und diese Kerne befinden sich, je nach der Größe des Fragments, in den verschiedensten Protoplasamengen. Ist zur Erreichung der Kernplasmarelation ein ganz bestimmtes Verhältnis nötig, so dürfen sich nur Fragmente von gewisser Größe normal entwickeln, alle anderen müssen pathologisch werden.

Daß dies nicht der Fall ist, habe ich schon im vorigen Heft hervorgehoben und an einigen Beispielen näher erläutert (p. 50 ff.). Untersucht man Massenkulturen von zerschüttelten Eiern, so findet man darin Gastrulae und Plutei von allen erdenklichen Größen.

---

1) Dabei ist es für unsere Zwecke unnötig, festzustellen, ob im einzelnen Fall Mono- oder Amphikaryen vorhanden sind. Denn wie im vorigen Heft gezeigt werden konnte, ist für eine Plasmamenge, die sich mit einem Amphikaryon normal entwickelt, auch ein Monokaryon richtig abgestimmt. Es erfolgt einfach eine Zellteilung mehr.

Eine solche, mit Leichtigkeit noch feiner abzustufende Serie aus einer Echinuszucht vom 31. März 1905 ist in Fig. LXXI wiedergegeben. Die beiden größten Larven stammen aus ganzen Eiern. Von da an gibt es alle Abstufungen bis zu den am anderen Ende der Reihe stehenden Zwergen. Auf Grund der Ermittlungen von DRIESCH (41) über das Größenverhältnis zwischen den Seeigellarven und ihren Ausgangszellen wird die Larve f aus einem Fragment von etwa halber Eigröße abzuleiten sein, während Larven aus Viertel-eiern zwischen h und i in der Mitte stehen dürften.

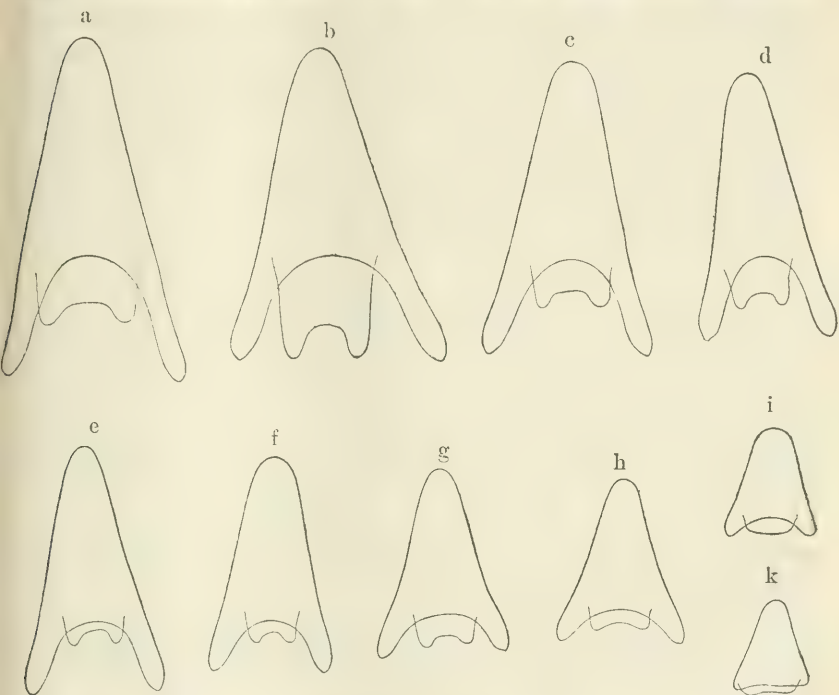


Fig. LXXI.

Könnte die Kernplasmarelation nur bei einem ganz bestimmten Verhältnis von Kern und Protoplasma eintreten, so dürfte es nur Fragmentlarven von diesen genannten Größen geben; Larven, wie sie z. B. in c—e dargestellt sind, müßten unmöglich sein.

Um noch dem Einwand zu begegnen, daß die in einer Zucht enthaltenen Fragmentlarven verschieden gut entwickelt seien und daß daher ihre Größe kein sicheres Maß sei für die Protoplasma-menge, aus der sie entstanden sind, habe ich bei dem gleichen Versuch, aus dem die abgebildete Serie stammt, auch das Um-

gekehrte ausgeführt, nämlich isolierte Fragmente gemessen. Die Eier waren vor der Befruchtung geschüttelt worden, das sehr sorgfältig gereinigte Schüttelmaterial blieb dann einige Stunden stehen, damit sich die Fragmente möglichst zur Kugelform abrunden konnten. Nachdem die ganze Masse befruchtet worden war, wurden eine Anzahl befruchteter kugelliger Bruchstücke isoliert und jedes gemessen. Die ganzen Eier, von denen zur Kontrolle 15 Stück gemessen wurden, zeigten sämtlich sehr genau den Durchmesser 24.

Von 20 isolierten Fragmenten furchten sich 9 entweder gar nicht oder abnorm; sie wurden beseitigt, und es blieben noch 11 normal befruchtete übrig. Unter diesen waren die Durchmesser 22,5, 22, 21, 20,6, 20, 19,7 und 19 vertreten. Die Volumina des ganzen Eies (Durchmesser 24) und der aufgeführten Bruchstücke verhalten sich demnach ungefähr wie  $2:1,7:1,35:1,26:1,1:1$ . Das heißt, das kleinste Fragment hat ungefähr das Volumen des halbes Eies, und zwischen dieser Größe und der des ganzen Eies sind vier verschiedene Größen vertreten. Sämtliche 9 Fragmente ergaben normale Larven.

Nach all diesen Tatsachen können wir nicht mehr zweifeln, daß innerhalb der uns interessierenden Grenzen für jede beliebige Kombination von Kern- und Protoplasmanmenge die Kernplasma-relation herstellbar ist. Uebrigens lehrt eine einfache Ueberlegung, daß, wenn dies nicht so wäre, es gar keine normale Entwicklung geben könnte. Denn die Furchung ist kein so exakter Zerlegungs-prozeß, daß er stets lauter Zellen liefern könnte, die genau auf eine bestimmte Kernmenge abgestimmt sind. Oft verläuft die äquatoriale Furche so, daß animale und vegetative Blastomeren gleich groß werden, oft aber auch so, daß die einen oder die anderen erheblich kleiner ausfallen. Eine ähnliche Variabilität zeigt sich in der Größe der Mikromeren. Noch deutlicher sprechen die Erfahrungen an deformierten Eiern. Aus allen Arten von deformierten Eiern können, wie DRIESCH zuerst gefunden hat und wovon ich mich selbst in vielen Fällen überzeugt habe, normale Larven entstehen. Betrachtet man nun die Furchung z. B. von wurstförmig gestreckten Eiern, so sieht man, daß schon die beiden ersten Blastomeren häufig ungleich groß sind, und das Gleiche wiederholt sich bei den folgenden Teilungen. Es ist ganz ausgeschlossen, daß in allen Blastomeren eines solchen Eies die nämlichen einfachen Proportionen von Kern- und Plasmamenge verwirklicht sind. Und trotzdem werden ihre Abkömmlinge schließlich alle normal.



Worauf dies beruht, wissen wir nicht; aber es ist eben so, und das kann uns für unsere Frage genügen. Möglich, daß, wie schon früher ausgesprochen (27, p. 53), gar keine so genaue Proportion nötig ist, vielmehr die Larvenzellen, wenn sie zu dem durch Zellteilung erreichbaren Optimum gelangt sind, ohne weiteres zu normaler Betätigung befähigt sind; möglich auch, daß nach dem Ablauf jener „primären“ Regulation, welche in der verschiedenen Zahl der Zellteilungen gegeben ist, irgend eine „sekundäre“ eintritt, etwa in der Weise, daß die Chromosomen innerhalb gewisser Grenzen ihr Wachstum nach der Protoplasamenge einzurichten vermögen. Für diese letztere Möglichkeit könnte die Tatsache angeführt werden, daß in Larvenbezirken, deren Zellen die gleiche Chromosomenzahl besitzen müssen, fast stets nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten in der Kerngröße angetroffen werden. Dies könnte eben so gedeutet werden, daß die Zellen nicht gleich groß ausgefallen waren und daß sich die Kerngröße hiernach reguliert hat.

Die kürzlich mitgeteilten Kälte- und Wärmeversuche, die MARKUS (93) auf Anregung R. HERTWIGS an sich entwickelnden Seeigeleiern angestellt hat, scheinen ebenfalls für eine solche Regulationsfähigkeit der Chromosomen zu sprechen.

### III. Prüfung auf Grund der Entwicklungsaussichten der dispermen Dreier- und Viererlarven.

Ein Faktum der dispermen Entwicklung, welches durch die Hypothese mangelnder Kernplasmarelation durchaus nicht erklärt werden kann, ist die in unseren Versuchen festgestellte gewaltige Ueberlegenheit der Dreier über die Vierer. Auf den ersten Blick zwar könnte es scheinen, als ob sich diese Erscheinung gerade besonders gut mit der Annahme einer Wirkung der Kern-Menge in Einklang bringen ließe. Besitzt doch die einzelne Blastomere des Dreiers bei gleichmäßiger Verteilung die normale Zahl von 36 Chromosomen, während die einzelne Blastomere des Vierers im Durchschnitt nur 27, also um ein Viertel „zu wenig“ enthält. Allein sobald man die Frage genauer betrachtet, erkennt man, daß in Bezug auf die Kernplasmarelation die Dreier nicht im mindesten günstiger gestellt sind als die Vierer. Denn wir müssen ja die konstatierten Chromosomenzahlen nicht absolut betrachten, sondern im Verhältnis zu einer bestimmten Plasmamenge. Soll überhaupt in dieser Beziehung nur eine bestimmte Proportion

genügen, so ist davon auszugehen, daß die normale Chromosomenzahl für diejenigen Protoplasamengen eingerichtet ist, die sich durch fortgesetzte Zweiteilung des normalgroßen Eies ergeben. Teilt sich das Ei aber simultan in drei Zellen, die sich weiterhin immer durch Zweiteilung vermehren, so haben wir es dauernd mit Zellen zu tun, die sich in ihrer Größe zu denen des normalgefurchten Keimes wie 2:3 verhalten; und die für die Zellen des normalen Keimes richtige Chromatinmenge müßte also im Dreier gerade eine der ungünstigsten sein. Schon diese Folgerung steht mit den von uns konstatierten Tatsachen in schroffem Widerspruch. Denn es gibt unter den völlig gesunden Dreierplutei einen nicht unerheblichen Prozentsatz von Larven, welche in allen Teilen gleichgroße und also normalgroße Kerne besitzen. In diese Kategorie gehören vor allem die eigentümlichen, auf Taf. VI abgebildeten und p. 128 ff. genauer analysierten Plutei, die eine völlig normale und eine verkümmerte Hälfte darbieten und die ich auf den Amphiaster-Monaster-Typus glaube zurückführen zu müssen. Wie gesagt, müßte deren Kernmenge von 36 Chromosomen für die aus simultaner Dreiteilung des Eies sich ableitende Zellgröße vom Standpunkt der Kernplasmarelation als höchst ungünstig angesehen werden, und die völlige Gesundheit der fraglichen Larven stellt also abermals ein wichtiges Argument gegen jene Annahme dar.

Weiterhin aber ist klar, daß, wenn beim Tetrastertypus Ei und Kernmenge sich vierteilen, dadurch genau das gleiche Verhältnis von Protoplasma und Kern hergestellt wird, wie wenn die gleiche Chromosomenzahl und die gleiche Protoplasamenge sich beim Triastertypus dreiteilen. Und so wäre also von jener Annahme aus kein Grund ersichtlich, warum die Dreier sich besser entwickeln sollten als die Vierer.

Ein Ausweg könnte hier vielleicht noch in der Annahme gesucht werden, daß die Abweichungen von der Durchschnittszahl, welche bei simultaner Mehrteilung eines Kerns auftreten, bei den Dreiern günstiger ausfallen als bei den Vierern. Freilich ist in keiner Weise einzusehen, wie dies der Fall sein könnte. Um jedoch nichts zu versäumen, habe ich diese Möglichkeit mit Hilfe des auf p. 149 ff. beschriebenen Verfahrens geprüft.

Es wurden 54 Kugeln — den 54 Chromosomen des dispermen Eies entsprechend — auf die runde Platte beliebig ausgegossen und diese gleiche Konstellation einmal durch Einsetzen der Dreierleiste, einmal durch Einsetzen der Viererleiste in 3 bzw. 4 Gruppen

abgeteilt. Dieser Vorgang repräsentiert, wie oben dargelegt, die Gruppierung der Chromosomen zu Aequatorialplatten. Sodann wurden je zwei Gruppen addiert und damit die Chromosomenzahl der primären Blastomeren erhalten. In dieser Weise wurden 100 Doppelversuche ausgeführt.

Um nun eine Grundlage für die Vergleichung der Dreier und Vierer zu haben, wurden folgende Annahmen gemacht.

Vom Standpunkt der Kernplasmarelation aus müssen für die Vierer die nämlichen Zahlen die günstigsten sein, wie für den normal sich furchenden Keim, nämlich 18 und 36. Neben diesen Zahlen sollen noch die folgenden benachbarten als genügend gelten:

neben 18 noch 19, 20, 21,  
neben 36 auch 33, 34, 35, sowie 37, 38, 39.

Als günstigste Zahlen für die Dreier müssen die Zahlen 24 und 48 angesehen werden. Als genügend sollen außerdem gelten:

neben 24 noch 19, 20, 21, 22, 23, sowie 25, 26, 27, 28, 29,  
neben 48 noch 43, 44, 45, 46, 47, sowie 49, 50, 51, 52, 53.

Bei den Vierern wurden Zahlen unter 18 ausgeschlossen, um nicht unter die Zahl des Monokaryon herunterzugehen, obgleich allerdings, wenn es nur auf die Kernplasmarelation ankäme, nicht einzusehen wäre, warum Zahlen unter 18 schädlich sein sollten. Außerdem wurde der Spielraum günstiger Zahlen für die Dreier nach beiden Richtungen um zwei Zahlen weiter erstreckt als für die Vierer. Obgleich damit die Aussichten für die Dreier ohne Zweifel zu günstig angenommen sind, ist das Resultat aus den 100 Versuchen für beide Gruppen fast das gleiche.

Wird jede Blastomere, welche eine der oben angeführten Zahlen enthält, als normal angesehen und danach z. B. eine Dreiernachahmung, bei der in einer Gruppe eine solche richtige Zahl enthalten ist, als  $\frac{1}{3}$ -normal bezeichnet, so ergeben sich aus den 100 Dreierversuchen als normal

$$\frac{78}{3} = 26,$$

aus den Vierern

$$\frac{103}{4} = 25,8.$$

Damit ist, wenn es überhaupt nötig war, auch diese letzte Annahme widerlegt, und wir dürfen zusammenfassend sagen: während aus der Theorie einer verschiedenen Qualität der



Chromosomen die Ueberlegenheit der Dreier über die Vierer ohne weiteres folgt, bleibt sie bei der Annahme der Notwendigkeit bestimmter Quantität völlig unerklärlich.

#### IV. Prüfung auf Grund der in dispermen Keimen auftretenden Krankheitserscheinungen.

Wäre die Erkrankung der Zellen dispermer Keime durch ein falsches Mengenverhältnis von Kern und Protoplasma veranlaßt, so wäre nur eine einzige Art der Erkrankung zu erwarten. Denn jede Embryonalentwicklung geht von einem Zustand aus, bei dem der Kern im Vergleich zum Protoplasma viel zu klein ist. Dieses sozusagen „normale Mißverhältnis“ wird bei jedem Teilungsschritt geringer; die Zellen teilen sich so lange als der Kern noch zu klein ist. Die letzte Teilung kann sonach nur zwei Zustände ergeben, nämlich daß das Verhältnis nun das richtige oder daß der Kern zu groß ist. Also ein Uebermaß auf seiten des Kerns, dies könnte der einzige Grund zur Erkrankung sein und demgemäß müßte sich überall, wo disperme Larven pathologisch werden, das gleiche Krankheitsbild einstellen. Etwas ganz anderes aber haben wir im vorigen Kapitel erfahren. Sowohl die Erscheinungen, unter denen die Erkrankung beginnt, als der Zeitpunkt, in dem sie sich bemerkbar macht, sind in hohem Grade verschieden. Und dabei ist noch von besonderer Bedeutung, daß wir eine Krankheitsform kennen gelernt haben, die auftritt, bevor überhaupt ein falsches Mengenverhältnis von Kern und Protoplasma hätte fühlbar werden können. Das ist diejenige Art der Erkrankung, wo sich im Blastulastadium die sonst durchaus normal erscheinenden Zellen eines Bezirks voneinander lösen. Der Beweis, daß in diesen Fällen die Frage nach der Kernplasmarelation noch gar nicht aktuell geworden sein kann, wird durch die Tatsache geliefert, daß solche sich auflösende Keimbezirke voll von Mitosen sein können (Fig. 80, Taf. X). Daraus geht hervor, daß sich ihre Zellen noch in jenem Zustand des Protoplasmaüberschusses befinden, der als ein auf diesem Stadium völlig normales Verhältnis kein Grund zur Erkrankung sein könnte.

---

Ich glaube, daß nach all diesen Feststellungen der Gedanke, die Erscheinungen der dispermen Entwicklung könnten durch Störung der Kernplasmarelation erklärt werden, definitiv aufgegeben werden muß.

## P. Zusammenfassender Beweis der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen. Betrachtung erhobener Einwände.

Die Argumente, die in den vorausgehenden Kapiteln an verschiedene Orte zerstreut werden mußten, sollen nun hier im Zusammenhang überblickt und in einigen Punkten noch genauer ausgeführt werden. Nachdem feststeht, daß die pathologische Entwicklung dispermer Eier ausschließlich eine Folge der Doppelbefruchtung selbst ist, gehen wir bei der weiteren Betrachtung am besten von der Tatsache aus, daß sich nicht alle dispermen Keime in gleicher Weise pathologisch entwickeln, sondern daß in den Zuchten doppelbefruchteter Eier alle Uebergänge von durch und durch pathologischen bis zu vollkommen normalen Larven auftreten können. Es muß also bei der dispermen Entwicklung ein variables Moment geben, und die Aufgabe ist, festzustellen, worin dieses liegt.

Wir haben drei Haupttypen von dispermen Eiern unterscheiden können: die Doppelspindel Eier, die Triaster- und die Tetraster Eier. Der variable Faktor, nach dem wir suchen, deckt sich jedoch mit diesen eben genannten Verschiedenheiten nicht. Denn in allen 3 Typen kommen, wenn auch in sehr verschiedenem Mengenverhältnis, alle jene Abstufungen von durchaus pathologischen bis zu völlig gesunden Larven vor. Keiner dieser Typen führt also notwendigerweise zu krankhaften Zuständen oder garantiert volle Gesundheit; und so muß es ein innerhalb eines jeden der genannten Typen variabler Faktor sein, den wir für die so hochgradig verschiedenen Entwicklungsaussichten dispermer Eier verantwortlich zu machen haben.

Ein solch variables Moment könnte einmal darin gegeben sein, daß das in der Dispermie liegende „Doppelte“ sich in verschiedener Weise zu einer festen Eistruktur orientieren würde, so, daß gewisse Stellungen zu normaler Entwicklung führen, andere nicht. Sieht man sich nach variablen Umständen dieser Art um, so lassen sich folgende namhaft machen:

1) Die Eintrittsstellen der beiden Spermien und demgemäß auch ihre Wege im Ei sind variabel.

2) Als Folge dieser Verschiedenheit wird die Position, welche die 3 Vorkerne bei der Bildung des ersten Furchungskerns zueinander einnehmen, variabel sein.

3) Die Stellung der mehrpoligen Teilungsfigur im Verhältnis zu einer festen Eistruktur und demgemäß die Wertigkeit der primären Blastomeren könnte variabel sein.

Betrachten wir im folgenden diese 3 Punkte etwas näher.

Was die Stellung der eindringenden Spermien anlangt, so wäre es denkbar, daß es eine bestimmte gegenseitige Orientierung gibt, z. B. direkt opponiert, welche das Ei zu normaler Entwicklung befähigen würde, während alle anderen Stellungen mehr oder weniger pathologisch wirken würden. Die so besonders günstigen Aussichten der Doppelspindel Eier könnten hierfür ins Feld geführt werden. Denn wenn auch keine Beobachtung darüber vorliegt, unter welchen Bedingungen diese Konstellation entsteht, so ist es doch gewiß wahrscheinlich, daß sie dann am leichtesten zu stande kommt, wenn die beiden Spermien an möglichst entgegengesetzten Stellen ins Ei eingedrungen sind.

Ueberlegt man sich freilich näher, wie man von dieser Hypothese aus die verschiedenen Tatsachen der dispermen Entwicklung erklären soll, so wird man sehr bald in Verlegenheit kommen. Es ist aber gar nicht nötig, solchen Betrachtungen weiter nachzugehen, da sich die aufgeworfene Möglichkeit ganz exakt widerlegen läßt. Zunächst durch die Erscheinungen der Dispermie selbst. Denn die gegenseitige Stellung der Spermien muß bei großen Zahlen für die Dreier und Vierer die nämlichen Verhältnisse ergeben. Sind ja doch die Dreier nichts anderes als durch Schütteln nach der Befruchtung modifizierte Vierer. Es müßten also beide Typen in ihren Entwicklungsaussichten ganz gleich gestellt sein, während unsere Versuche eine gewaltige Ueberlegenheit der Dreier ergeben haben.

Die zweite Widerlegung liefert der Umstand, daß man Blastomeren eines einfach befruchteten Eies zu ganz der gleichen pathologischen Entwicklung bringen kann, wenn man auf irgend eine Weise mehrpolige Mitosen in ihnen erzeugt. Hier fällt ja jenes Moment der verschiedenen Spermastellung überhaupt völlig weg.

Die zweite Möglichkeit, die wir aufgezählt haben, ist die, daß die beiden Spermakerne und der Eikern bei ihrer Verschmelzung in verschiedener Weise zu einander orientiert und daß als Folge davon vielleicht auch der Bau des ersten Furchungskerns variabel sein könnte. Wieder würden gewisse Fälle zu normaler Entwicklung befähigen, andere nicht. Beachtet man, wie völlig regellos und also bedeutungslos die gegenseitige Stellung der Chromosomen in normalen ersten Furchungskernen der Echiniden ist, so erscheint auch diese Hypothese von Anfang an als höchst unwahrscheinlich. Und wie sollte das Triakaryon des dispermen Eies in vielen Fällen sein Protoplasma so beeinflussen, daß gerade



ein Bezirk, der bei der Teilung in eine primäre Blastomere gelangt, krank wird, während die übrigen Teile gesund bleiben? Die exakte Widerlegung liefert auch hier die Ueberlegenheit der Dreier über die Vierer. Diese beiden Typen unterscheiden sich ja nur durch die Zahl der Zentren. In Bezug auf den ersten Furchungskern verhalten sich beide ganz gleich. So müßten, wenn die gemachte Annahme richtig wäre, ihre Entwicklungsaussichten die nämlichen sein.

Unsere dritte Möglichkeit betrifft die Stellung der mehrpoligen Teilungsfigur im Eiplasma. Es wäre denkbar, daß nur bei gewissen Orientierungen dieser Figur zu dem Plasmabau des Eies normale Entwicklung eintreten könnte, bei anderen nicht. Bei Betrachtung dieser Hypothese müssen wir zunächst unterscheiden zwischen der Eistruktur in der Richtung der Eiachse und der Eistruktur um die Eiachse. In der ersten Beziehung verhalten sich die Eier des Triaster- und des ebenen Tetrastertypus genau wie die normalen Eier. Im gleichen Rhythmus, genau zur nämlichen Zeit und in den nämlichen Proportionen werden Mikromeren, Makromeren und Mesomeren voneinander gesondert. In Bezug auf den polaren Eibau kann also die Dispermie unmöglich schädlich sein. Uebrigens lehrt die Entwicklung der Eier mit tetraedrischem Tetraster (p. 143), bei denen im günstigsten Fall mindestens in der Hälfte des Eies eine atypische Substanzenverteilung auf die primären Blastomeren stattfinden muß, daß diese Furchungsart die Aussichten der Keime in keiner Weise verschlechtert.

Wir kommen zur Eistruktur im Umkreis der Eiachse. Man könnte die Annahme machen, es gebe eine Eistruktur, welche auf der in der Achsenrichtung nachweisbaren Schichtung senkrecht steht und welche dem Ei ein differentes Vorn und Hinten, Rechts und Links verleiht. Es ist klar, daß diese verschiedenen Eiregionen bei Zweiteilung anders auf die primären Blastomeren verteilt würden als bei simultaner Dreiteilung, und hier wieder anders als bei simultaner Vierteilung, und daß sie in jedem einzelnen dieser Fälle je nach der Stellung der Zentren wieder anders verteilt werden könnten.

Allein auch diese Hypothese vermag weder die Tatsachen der Dispermie zu erklären, noch ist sie auch sonst annehmbar. Vor allem ist zu beachten, daß in dem angenommenen Moment eine Schädigung nur dann liegen könnte, wenn die primäre Blastomere, entsprechend den Eiregionen, die sie überkommen hat, sofort

einen spezifischen Totalcharakter annehmen würde, der alle ihre Abkömmlinge in bestimmter Weise beeinflussen oder eine bestimmte Wechselwirkung zu den anderen Blastomeren bedingen würde. Bleiben dagegen die verschiedenen Plasmaregionen, ohne determinierende Wechselwirkung aufeinander, einfach so liegen, wie sie den primären Blastomeren zugeteilt worden sind, so muß die weitere Aufteilung schließlich immer zu der gleichen Anordnung führen, mag die erste Durchschneidung gegangen sein, wie sie will.

Daß es in der Tat völlig gleichgültig ist, in welcher Ordnung die einzelnen Eiregionen durch den Furchungsprozeß von einander gesondert werden, dafür besitzen wir einen ganz sicheren Beweis in den Versuchen mit deformierten Eiern. DRIESCH (36) hat gezeigt, daß man durch Pressung der Eier die Furchung sehr erheblich modifizieren kann, ohne daß es der Entwicklung schadet. Man könnte gegen diese Versuche von DRIESCH vielleicht einwenden, daß er bei der Unmöglichkeit, an den von ihm studierten Eiern die Achse zu erkennen, nicht hat wissen können, in welcher Richtung er ein Ei deformiert hatte. Sollte hier wirklich eine Lücke bestehen, so vermag ich dieselbe durch zahlreiche Deformierungsversuche an *Strongylocentrotus*-Eiern, an denen der Pigmentring die Pole unterscheiden ließ, auszufüllen. Ich habe solche Eier in allen möglichen Richtungen sowohl abgeplattet, wie auch wurstförmig gestreckt<sup>1)</sup>. Man kann auf diese Weise primäre Blastomeren erzielen, die ganz verschiedenen Eizonen enthalten und die häufig auch von erheblich verschiedener Größe sind. Es ist undenkbar, daß in solchen Eiern die hypothetische Bilateralstruktur ebenso verteilt wird, wie bei der normalen Furchung. Trotzdem entwickeln sich diese Objekte, abgesehen von Verzerrungen und Skelettmißbildungen, vollkommen gesund und normal. Also kann auch bei der Dispermie die atypische Plasmazerlegung nicht schädlich sein.

Endlich schließen, wie schon im Kapitel F hervorgehoben worden ist, die Zerlegungsversuche an normalen vierzelligen Keimen die Annahme einer spezifischen Verschiedenwertigkeit im Umkreis der Achse aus. Die Tatsache, daß eine jede der vier normalen  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren einen typischen Pluteus

---

1) Die Eier wurden vor der Befruchtung durch Deckglasdruck abgeplattet oder durch Schütteln gestreckt und dann befruchtet. Indem die Dotterhaut die Form des Eies annimmt und dauernd beibehält, verhindert sie später ihrerseits das Ei, zur Kugelgestalt zurückzukehren.

liefert, würde höchstens erlauben, eine Anisotropie des Plasmas auf Grund gleichgerichteter kleinster Teilchen mit spezifischem Vorn und Hinten anzunehmen. Für eine solche Plasmastruktur müßte es aber gleichgültig sein, wie die ersten Furchen durchschneiden.

Im übrigen aber stehen die Tatsachen der Dispermie an sich schon mit der Hypothese spezifischer plasmatischer Differenz in unlösbarem Widerspruch. Denn wenn wir uns in die supponierte Eistruktur die erste Teilung des Vierers und die des Dreiers hineindenken, so ergibt sich, daß bei simultaner Vierteilung wenigstens die Möglichkeit vorhanden ist, daß die Eiregionen so verteilt werden, wie sie in den 4 Blastomeren des monospermen Keimes verteilt sind, wogegen dies bei simultaner Dreiteilung unter allen Umständen unmöglich ist. Es müßten sich also die Vierer besser entwickeln, als die Dreier, während gerade das Umgekehrte zutrifft.

Schließlich aber ist zu fragen, welche Stellung der Furchen zu der hypothetischen Eistruktur denn die zu normaler Entwicklung befähigende sein sollte, welche nicht. Wir haben bei den Dreiern konstatiert, daß mindestens drei verschiedene Modi der Verteilung des Eiplasmas auf die 3 primären Blastomeren — in Bezug auf eine präsumptive Medianebene des Eies — vorkommen. Alle drei können zu normaler Entwicklung führen. Welche Verteilung soll dann aber schädlich sein? Noch deutlicher vielleicht sprechen hier die Vierer. In Fig. 54a (Taf. VIII) haben wir einen völlig gesunden Vierer-Pluteus kennen gelernt, aus dessen Kerngrößen hervorging, daß die sich kreuzenden Primärfurchen zur Medianebene einen Winkel von  $45^{\circ}$  gebildet hatten. Genau den gleichen Verteilungsmodus zeigt der Vierer-Pluteus der Fig. 60a. Bei ihm aber ist das Scheitelviertel krank geworden und nach innen getreten. Warum ist dieses Viertel hier krank, bei der anderen Larve gesund? Unmöglich kann hier die Plasmastruktur eine Rolle spielen.

Im gleichen Sinne sprechen die Erfahrungen an den Doppelspindel-Eiern. Wir waren in der Lage, festzustellen, daß die Achsen der beiden Spindeln zur Medianebene senkrecht, schief und parallel stehen können. Aus diesen drei Stellungen leiten sich gleich gute Plutei ab. Wie ganz gleichgültig die Furchungsart ist, dies lehrt besonders klar das Doppelspindel-Ei der Fig. 73b (Taf. IX), aus dem sich der fast normale Pluteus der Fig. 73a entwickelt hat.



So müssen wir schließen, daß die vom Typischen abweichende Verteilung des Plasmas, wie sie durch simultane Mehrteilung bewirkt wird, unmöglich den Grund für die verschiedene Entwicklung der dispermen Eier darstellen kann.

Nun bleibt, soviel ich sehe, noch ein variables Moment übrig; das ist die Verteilung der Chromosomen.

Wie sich die Chromosomen eines dispermen Eies auf die einzelnen Blastomeren verteilen, das ist uns nur unter ganz bestimmten Bedingungen bekannt, nämlich nur dann, wenn der eine der beiden Spermakerne nicht mit dem Eikern verschmilzt, wenn sich aus diesem Zustand der sogenannte Doppelspindel-Typus oder der Amphiasier-Monaster-Typus ableitet und wenn sich endlich um jedes vorhandene Zentrum gleich beim ersten Teilungsschritt eine Zelle abgrenzt. Haben wir z. B. bei einem Doppelspindel-Ei diesen Verlauf im Leben verfolgt, so sind wir sicher, daß der sich entwickelnde Keim in seiner einen Hälfte reguläre Derivate eines normalen ersten Furchungskerns, also Amphikaryen, besitzt, in der anderen Keimhälfte Derivate eines Spermakerns (Monokaryen), von denen bewiesen ist, daß sie wenigstens bis zum Pluteus alle Kernfunktionen auszuüben vermögen. Die fundamentale Tatsache, der wir hier begegnen, ist nun die, daß disperme Doppelspindel-Eier dieser Art sich normal entwickeln. Wir haben drei solche Fälle kennen gelernt: zwei (p. 171 ff.), deren Natur als Doppelspindel-Eier nach der im Leben verfolgten ersten Entwicklung nicht bezweifelt werden kann, einen (p. 176 ff.), wo wir diese Vorgeschichte aus den Kernverhältnissen des Pluteus wenigstens mit größter Wahrscheinlichkeit zu erschließen vermochten. Alle drei waren in gleicher Weise völlig gesund, obgleich sie sowohl in der Furchungsart, wie in der Verteilung der Kerne auf die Eiregionen zwei verschiedene Modi befolgten.

Eine höchst wichtige Parallele zu diesen Tatsachen liefern nun die Experimente, bei denen in normal befruchteten Keimen eine Zellteilung unterdrückt worden ist, ohne daß die zugehörige Kernteilung hintangehalten worden wäre (Kapitel M). Hierdurch wird ein ganz ähnlicher Zustand hervorgerufen, wie ihn ein dispermes Ei zeigt, nämlich eine Zelle mit 4 Zentren. Dementsprechend entwickeln sich, wie ich gefunden habe, solche Keime sehr häufig in der gleichen Weise pathologisch wie die dispermen. Es kann nicht bezweifelt werden, daß dies immer dann geschieht, wenn die Kerne und Centrosomen zu einer

mehrpolygonigen Figur zusammentreten. Bleiben dagegen die beiden Amphikaryen einer solchen Zelle selbständig, so daß jedes in eine zweipolige Figur eintritt, und erfolgt darauf die Bildung einwertiger Zellen, so sind, wie aus den Versuchen von E. B. WILSON hervorgeht, deren Abkömmlinge vollkommen normal.

Aus diesen Tatsachen müssen wir den für die Beurteilung der Dispermie grundlegenden Schluß ziehen, daß alle diejenigen dispermen Keime normal werden, deren Kerne sich durch reguläre Zweiteilung aus einem Vorkern (Monokaryon) oder Kombinationen von solchen ableiten, also selbst Mono-, Amphi- oder Trikaryen sind. Schädlich ist die Dispermie nur dann, wenn sie zu simultaner Mehrteilung eines solchen Kernes führt. Aber — und dies ist der letzte kardinale Punkt — auch dann ist sie es nicht immer. Es ist gewiß nur eine Umschreibung des bisher konstatierten Sachverhaltes, wenn wir sagen: die simultane Mehrteilung eines normalen Kernes ist dann nicht schädlich, wenn die entstehenden Tochterkerne die Eigenschaften der durch Zweiteilung entstehenden Kerne, also die Eigenschaften von Mono- oder Amphikaryen besitzen. Was sind aber diese Eigenschaften, und warum können sie bei simultaner Mehrteilung das eine Mal entstehen, das andere Mal nicht? In zweifacher Hinsicht kann und wird sich im allgemeinen ein durch simultane Mehrteilung gebildeter Tochterkern von einem durch Zweiteilung entstandenen unterscheiden: in der Zahl seiner Chromosomen und in deren Kombination.

Wir haben eine ganze Reihe von Beweisen dafür kennen gelernt, daß das Schädliche der simultanen Mehrteilung eines normalen Kernes nicht in der Herstellung einer vom Normalen abweichenden Quantität liegen kann. Vielmehr ist innerhalb der uns interessierenden Grenzen — vielleicht mit verschwindenden Ausnahmen — die Zahl der Chromosomen gleichgültig. So bleibt nur noch die Möglichkeit unrichtiger Qualität. Verschiedene Qualität zweier Komplexe von Gebilden, deren Zahl gleichgültig ist, ist aber nur denkbar, wenn diese Gebilde selbst nicht alle gleichwertig sind. Damit sind wir wieder bei der Theorie der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen angelangt. Und mit dieser Theorie harmoniert nun alles, was wir weiterhin von der Entwicklung dispermer Eier wissen. Genau entsprechend den im Kapitel G aufgestellten Postulaten haben wir sowohl unter den Dreiern wie unter den Vierern alle nach unserer Theorie zu fordernden Fälle gefunden, von völlig gesunden Larven

durch die verschiedenen Abstufungen von partiell-gesunden bis zu völlig pathologischen. Wir haben die Aussichten der Dreier gegenüber denen der Vierer in demselben Maß günstiger gefunden, als die Wahrscheinlichkeit günstiger und ungünstiger Chromosomenverteilung bei beiden Typen es erwarten läßt. Besonders günstige Resultate haben, wie die Theorie verlangt, die Doppelspindel-Eier ergeben; auch hier aber konnten sich in dem Maß pathologische Erscheinungen zeigen, als die Furchungsart die Entstehung mehrpoliger Teilungsfiguren in späteren Furchungsstadien möglich erscheinen ließ<sup>1)</sup>. Wir haben unter den simultan dreiteiligen Eiern eine Gruppe eigentümlicher Plutei (Taf. VI) gefunden, die sich mit größter Wahrscheinlichkeit auf den Amphiaster-Monaster-Typus mit sofortiger Bildung einwertiger Zellen zurückführen ließen; sie waren, wie nach unserer Theorie zu fordern ist, völlig gesund. Wir haben endlich deutliche Anzeichen gefunden, daß es in den verschiedenen pathologischen Bezirken dispermer Larven verschiedene Arten von Kernerkrankung gibt, wie dies gleichfalls mit der Annahme einer Verschiedenwertigkeit der Chromosomen in bestem Einklang steht.

Wenn sonach, wie mir scheint, diese Theorie bei der Erklärung der Dispermie-Erscheinungen alles leistet, was man von ihr erwarten kann, so wird sich doch die Frage erheben, ob es nicht noch andere und vielleicht einfachere Wege geben könnte, sie auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Ich selbst wüßte keinen solchen Weg zu nennen. Wohl liegt der Gedanke nahe und ist mir von verschiedenen Seiten ausgesprochen worden, normalbefruchtete Eier auf dem Stadium der Aequatorialplatte oder etwas früher so zu durchschneiden, daß jedes Stück eine Sphäre und einen Teil der Chromosomen erhält. Man hätte damit 2 Zellen, die mit den primären Blastomeren eines dispermen Triaster- oder Tetraster-Eies darin übereinstimmen, daß sie nur einen vom Zufall abhängigen Teil der normalen Chromosomen besitzen. Wägt man die Vorteile und Nachteile dieses Verfahrens gegenüber der Dispermie ab, so wird man zu folgendem Ergebnis gelangen. Das durch Zerschneiden gewonnene Eifragment könnte insofern überlegen erscheinen, als es ungefähr die Größe eines halben Eies hat, wogegen die primäre Blastomere eines dispermen Keimes nur ein Drittel oder ein Viertel des Eivolumens besitzt. Dies

---

1) Einige nicht zu erklärende Ausnahmen von dieser Regel sind p. 171 angeführt worden.



wäre deshalb von Wichtigkeit, weil, wie wir wissen, die Entwicklungsaussichten um so ungünstiger sind, je kleiner der Teil ist, aus dem sich die Larve zu bilden hat. Allein dieser Vorzug des Zerschneidungsversuches käme höchstens gegenüber den im Kapitel E beschriebenen Zerlegungsexperimenten in Betracht, wo sich die einzelnen Blastomeren dispermer Eier isoliert zu entwickeln hatten; gegenüber den ganzen dispermen Keimen fällt er völlig weg. Gerade die dispermen Ganzkeime aber haben uns die Verschiedenwertigkeit der einzelnen primären Blastomeren aufs schlagendste dargetan, und insofern in einer ganz besonders einwandfreien Weise, als die im Verband belassenen und also unter ganz identischen Bedingungen sich entwickelnden Blastomeren gegenseitig als unübertreffliche Kontrollobjekte dienten.

Und damit kommen wir zu dem zweiten und ausschlaggebenden Punkt. Ein durch Schütteln gewonnenes Eifragment von halber Eigröße ist immerhin ein Objekt mit guten Entwicklungsaussichten; ein isoliertes solches Fragment schon bedeutend weniger; ein durch Zerschneiden gewonnenes noch weniger. Dazu kommt im vorliegenden Fall als besonders ungünstig noch der Zeitpunkt des Zerschneidens. Wenn man Eier vor der Befruchtung fragmentiert, so befinden sie sich in einem relativ unempfindlichen Zustand und haben überdies Zeit, sich von dem Eingriff zu erholen. Ein Eingriff während der Teilungsstadien dagegen ist, wie schon das bloße Pipettieren solcher Eier lehrt, viel schädlicher. Dazu muß man noch bedenken, daß die Chromosomen, auf die sich ja das Experiment beziehen soll, beim Schnitt direkt an die Wundstelle geraten. Was dabei mit ihnen geschieht, entzieht sich gänzlich unserer Kenntnis.

Während also die dispermen Ganzkeime — abgesehen von dem in der Dispermie liegenden Moment — genau die nämlichen Entwicklungsaussichten besitzen wie irgend ein normales Ei, sind diejenigen der in Rede stehenden Fragmente so ungünstig, daß selbst unter der Voraussetzung normalen Kernbestandes nur auf einen geringen Prozentsatz ungestörter Entwicklung gerechnet werden könnte. Damit ist aber der ganze Versuch wertlos. Denn unser Kriterium zur Prüfung der aufgestellten Hypothese ist ja gerade dieses, ob sich die Fragmente normal entwickeln oder nicht. Entwickeln sie sich pathologisch, so müßte, falls die Untersuchung der Kerne die nötige Quantität von Chromatin ergibt, die Hypothese verschiedener Qualität richtig sein. Aber wird und darf dies den Zweifler überzeugen? Wird er nicht sagen: die

pathologische Entwicklung ist wahrscheinlich eine Folge der Schädigung? Also kann der Versuch, falls die eine Alternative eintritt, überhaupt nichts beweisen. Sollte aber einmal das Umgekehrte eintreffen, daß eines der beiden Fragmente, obgleich es nachweislich nur einen Teil der Chromosomen erhalten hat, sich doch zu einem normalen Pluteus entwickelt, so wäre damit die Hypothese der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen noch keineswegs widerlegt, denn da jede Chromosomenart im normalen ersten Furchungskern (mindestens) zweimal vertreten ist, kann der Schnitt so geführt sein, daß das Fragment alle Chromosomenarten enthält.

Aber selbst wenn sich der Grundmangel des Versuchs, die unvermeidliche große Schädigung bei der Operation, überwinden ließe, und wenn sich nun ergeben würde, daß trotzdem die meisten Objekte sich pathologisch entwickeln, welchen Vorzug sollte dieses Resultat gegenüber jenem aus den Dispermie-Experimenten haben? Wenn mir die ausschlaggebende und alleinige Beweiskraft des Zerschneidungsversuchs schriftlich und mündlich, bei dieser letzteren Gelegenheit mit Heftigkeit, vorgehalten worden ist, konnte ich mich des Eindruckes nicht erwehren, daß diese Äußerungen entweder auf einer nicht genügenden Einsicht in die karyokinetischen Phänomene oder auf einer sehr verbreiteten Verkennung des Wesens des Experiments beruhen. Wenn nicht geschnitten oder ein den normalen Bedingungen fremder Stoff eingeführt oder ein Apparat vom Mechaniker angefertigt worden ist, so ist es in den Augen mancher Experimentatoren kein Experiment. Wogegen doch das Wesentliche des Experiments nur darin liegt, daß man sicher weiß, daß gewisse, sonst stets vorhandene Umstände in einem gegebenen Fall in bestimmter Weise abgeändert sind. Wer sie abändert, ob der Beobachter oder die Natur selbst, ist ganz gleichgültig. Ja, der Forscher am Lebenden wird es sich ganz besonders angelegen sein lassen, Abweichungen vom Normalen aufzufinden, bei denen er selbst mit seinen rohen Mitteln gar nicht eingegriffen hat und wo er doch die Art des Veränderten völlig zu durchschauen vermag. Ein solches Naturexperiment ist die Doppelbefruchtung. Das, was der Experimentator mit seinem Zerschneiden des Eies will, wird hier in unübertrefflicher Weise gelöst. Denn wir können mit voller Bestimmtheit sagen, daß die mehrpolige Teilungsfigur aus dem gegebenen Chromatinbestand die Tochterkerne nach Zahl und Kombination der Chromosomen ganz ebenso zufällig heraus-schneidet, wie wenn wir eine solche Kernzerschneidung mit dem Messer vornehmen würden. Die Feinheit aber, mit der der karyo-

kinetische Apparat diese Prozedur ausführt, ist dem Schnitt mit dem Messer unendlich überlegen.

Man könnte vielleicht einwenden, daß wohl die Art, wie bei der Dispermie ein abnormer Chromatinbestand hergestellt wird, derjenigen durch den Messerschnitt vorzuziehen sei, daß aber bei der Dispermie mit diesem gewollten Effekt noch andere Wirkungen verbunden seien, die für die zu beobachtenden Folgen verantwortlich gemacht werden könnten. Aber auch in dieser Beziehung bietet der Zerschneidungsversuch nicht den geringsten Vorzug. Denn auch hier müßte durch ganz die gleichen Betrachtungen und Versuche, die wir bei der Dispermie anzustellen hatten, erst gezeigt werden, daß nicht die abnorme Durchteilung des Protoplasmas und daß nicht die abnorme Menge von Chromatin das Schädliche ist. Es wird nach dem Gesagten begreiflich sein, daß ich mich nicht veranlaßt sehen konnte, auf das fragliche Experiment irgend welche Zeit zu verwenden.

---

Seit ich die Ergebnisse, die in dieser Arbeit ausführlich dargelegt worden sind, zum ersten Mal mitgeteilt habe (22), sind von verschiedenen Seiten Bedenken dagegen erhoben worden, die im folgenden auf ihre Berechtigung geprüft werden sollen. In zwei Kategorien lassen sich diese Einwendungen zerlegen; die einen Autoren glauben, daß die Tatsachen der dispermen Entwicklung nicht so gedeutet werden müssen, wie ich sie gedeutet habe; für die anderen sind es anderswoher geschöpfte Gründe, welche ihnen die aufgestellte Theorie ohne weiteres als unannehmbar erscheinen lassen.

Zu diesen letzteren Kritikern gehören PETRUNKEWITSCH und HERBST. Das Argument, welches PETRUNKEWITSCH (102) ins Feld führt, sind gewisse Tatsachen der Vererbung. Wie er richtig sagt, fordert die von mir aufgestellte Theorie, daß bei der Chromatinreduktion die im Amphikaryon enthaltene doppelte Chromosomenreihe aa, bb, cc . . . so zerlegt wird, daß jede definitive Geschlechtszelle genau die einfache Reihe a, b, c . . . erhält. Dabei begeht PETRUNKEWITSCH jedoch den Fehler, daß er meint, auf diese Weise könnten in jedem Individuum nur Geschlechtszellen von zweierlei Charakter entstehen, nämlich solche, welche die Eikernreihe, und solche, welche die Spermakernreihe des betreffenden Individuums enthalten. Auf diesem Fehler ist sein Einwand aufgebaut; denn, so sagt er, unter den genannten Bedingungen ist eine Mischung großelterlicher Charaktere, wie wir sie so häufig



beobachten, unmöglich. Es könnte diesen Bedenken gegenüber vor allem darauf aufmerksam gemacht werden, daß sich meine Theorie zunächst nur auf Seeigel bezieht, über deren Vererbungsgesetze meines Wissens nichts bekannt ist. Allein wir können davon absehen. Denn nach den zahlreichen Schriften, die seither dem von PETRUNKEWITSCH herangezogenen Problem gewidmet worden sind, ist es kaum mehr nötig, darauf hinzuweisen, daß bei der Reduktion die Serie a, b, c . . . , die der definitiven Geschlechtszelle zufällt, in jeder denkbaren Weise aus den Chromosomen der beiden Vorkerne gemischt sein kann, ja daß selbst eine viel feinere Mischung angesichts der Vorgänge bei der Konjugation der Chromosomen nicht ausgeschlossen ist<sup>1)</sup>.

Es ist aber, wie mir scheint, prinzipiell unzulässig, die Schlüsse, zu denen meine Versuche geführt haben, an irgend einer auf Chromosomen sich beziehenden Vererbungshypothese zu messen und danach ihre Zulässigkeit zu beurteilen. Wie ganz unsicher dieser Standpunkt ist, dafür besitzen wir einen nicht uninteressanten Beleg. Genau zu derselben Zeit, als PETRUNKEWITSCH die Meinung aussprach, die Theorie der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen müsse aufgegeben werden, da sie den Vererbungstatsachen widerspreche, kam STRASBURGER (118) zu dem Resultat, daß diese Theorie noch besser, als durch meine Versuche, durch die Vererbungstatsachen bewiesen werde, nämlich durch das MENDELSche Gesetz. Beide Urteile scheinen mir Schlüsse vom weniger Sicherem aufs Sicherere zu sein. Wie man aber auch in dieser Hinsicht denken mag, jedenfalls

---

1) Vielfach und so auch bei PETRUNKEWITSCH wird die Behauptung wiederholt, ich ließe die Chromatinreduktion dadurch zu stande kommen, daß die Hälfte der Chromosomen atrophiere. Nun habe ich allerdings im Jahre 1890 auf Grund gewisser Befunde bei *Ascaris* auf die Möglichkeit hingewiesen, daß vielleicht ein derartiger Vorgang verwirklicht sei. Nachdem aber 1891 die Arbeit von HENKING (61) über die Spermatogenese der Feuerwanze erschienen war, in welcher dieser Forscher als erster eine Paarung der Chromosomen vertreten hatte, habe ich schon 1892 den Satz geschrieben (12): „HENKING ist bis jetzt der einzige Forscher, der einen Vorgang beschrieben hat, welcher geeignet ist, die Reduktion der Chromosomenzahl zu erklären.“ Und ich habe seither stets, besonders nach dem Erscheinen der Arbeit von RÜCKERT (110), die „Konjugation der Chromosomen“ als diejenige Erscheinung betrachtet, durch welche das Rätsel des Reduktionsvorganges im wesentlichen gelöst ist (vergl. auch 26).

darf betont werden, daß in meinen Versuchen wirkliche Experimente mit Chromosomen vorliegen, deren Ergebnisse nur dadurch bekämpft werden können, daß man die Richtigkeit der behaupteten Tatsachen oder die Zulässigkeit der gezogenen Schlüsse zu bestreiten vermag.

Auch das ablehnende Urteil von C. HERBST (68) gründet sich auf Erwägungen, die einem weit abliegenden Kreis von Erscheinungen entnommen sind. HERBST glaubt einen Beweis gefunden zu haben, daß alle mit einem Aggregat von Anlagen rechnenden Vererbungsvorstellungen, worunter er auch meine Theorie der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen einbegreift, unhaltbar seien. Dieser Beweis beruht auf folgendem Versuch. HERBST hat gefunden, daß in kaliumfreiem Seewasser die Keime von *Echinus microtuberculatus* schon während der Furchung absterben, während sich die Keime von *Sphaerechinus granularis* in solchem Wasser bis zur Blastula entwickeln und, wenn noch rechtzeitig in normales Seewasser zurückversetzt, zu normalen Plutei werden. Er hat nun Sphaerechinuseier, die mit Echinussperma befruchtet worden waren, in kaliumfreiem Wasser bis zum Auftreten der Furchungshöhle sich entwickeln lassen, also bis zu einem Stadium, auf welchem die Echinuskeime ihre Entwicklung bereits würden eingestellt haben. Wurden diese Bastardkeime nun in normales Seewasser zurückversetzt, so entwickelten sie sich zu ebenso gestalteten, mit deutlichen Echinusmerkmalen ausgestatteten Bastardlarven, wie jene der Kontrollkultur, deren Eier von Anfang an in normalem Seewasser gezüchtet worden waren. Diese Tatsache beweist nach HERBST, daß es in jeder Sexualzelle nur einen einheitlichen Vererbungsstoff geben kann, der sich bei der Befruchtung mit dem der anderen Zelle zu einer neuen Einheit verbindet. Eine Zusammensetzung aus verschiedenen Anlageträgern sei hiermit widerlegt.

Mir scheint der einzig sichere Schluß, den man aus diesem Versuch ziehen kann, der zu sein, daß ein Medium, welches den Eiern von *Echinus* verderblich ist, den an der Entwicklung teilnehmenden Bestandteilen der Spermien von *Echinus* nichts schadet, sobald sie sich in einem Ei befinden, das seinerseits jenes Medium verträgt; und daß speziell diejenigen Teile des Echinusspermiums, deren Funktion die Uebertragung der väterlichen Eigenschaften ist, durch das kaliumfreie Wasser nicht beeinträchtigt werden. Man wird daraus wohl weiterhin den Schluß ziehen dürfen,

daß das veränderte Medium auch in den Eiern von Echinus nicht die dem Spermakopf äquivalenten Bestandteile und also gerade nicht die den späteren Speciestypus bedingenden Anlagesubstanzen trifft, sondern andere Teile, worüber weitere Vermutungen anzustellen müßig wäre. So sagt der HERBSTsche Versuch nicht einmal über das gegenseitige Verhältnis der väterlichen und mütterlichen Anlagesubstanz etwas aus, geschweige über die Konstitution einer jeden von diesen selbst.

Im übrigen gilt für die Aeußerungen von HERBST das Gleiche, wie für diejenigen von PETRUNKEWITSCH, daß nämlich die Frage, ob die Chromosomen eines Kerns verschiedene Qualitäten besitzen oder nicht, auf keine andere Weise entschieden werden kann als durch Herstellung einer von der Norm abweichenden Chromosomen-Kombination.

Von den Gegnern der zweiten Kategorie sei zuerst R. FICK (51) erwähnt, der sich in seinen „Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung“ gegen eine qualitative Verschiedenheit der Chromosomen ausgesprochen hat. Er meint, „der Umstand, daß bei Dreiteilung der dispermen Eier viel mehr annähernd normale Larven entstehen als bei Vierteilung, könnte doch vielleicht wenigstens teilweise auf der größeren Chromatinmenge beruhen, die durchschnittlich jede der drei Zellen enthält“. Dazu habe ich nur zu bemerken, daß diese Vermutung sich ja völlig mit meiner Auffassung deckt, insofern eben die Aussicht, daß eine Zelle alle zum normalen Bestand nötigen Chromosomenarten erhält, mit der Zahl der Chromosomen steigen muß. Daß aber nicht die größere Menge von Chromatin an sich die Zellen des Dreiers normaler macht als die des Vierers, dies hoffe ich durch alles, was in dieser und meiner vorigen Arbeit an Tatsachen mitgeteilt worden ist, über jeden Zweifel sichergestellt zu haben. Was FICK mit der weiteren Aeußerung meint, daß „auch bei der Merogonie u. s. w. annähernd normale Entwicklung seltener sein werde bei auffällig kleinem, als bei normalerem Chromatingehalt“, ist mir unklar geblieben. Denn erstens weiß ich nicht, worauf sich das „u. s. w.“ beziehen soll, und zweitens gibt es bei der „Merogonie“ nur einen ganz bestimmten Chromatingehalt, nämlich den halben Normalgehalt. Sollte aber FICK bei seinem Einwand an die „Kernplasma-Relation“ gedacht haben, so ist sein Argument ja ohne weiteres dadurch hinfällig, daß, wie oben (p. 204) eingehend dargelegt



worden ist, in dieser Hinsicht die dreiteiligen und die vierteiligen dispermen Eier völlig gleich gestellt sind.

Eingehend und bei verschiedenen Gelegenheiten hat DRIESCH (44, 46, 47) das Zwingende meiner Beweisführung bestritten, und er hat neuerdings selbst eine Hypothese aufgestellt, welche die Erscheinungen der dispermen Entwicklung erklären soll, nämlich die, daß die schädliche Wirkung der Doppelbefruchtung in einer Störung bei der Bestimmung der Bilateralität des Keimes liege. DRIESCH geht dabei aus von der Lehre ROUXS, daß im Froschei der Spermapfad die Symmetrieebene bestimmt. Falls sich dies bei Seeigeln ebenso verhalte, so ergebe sich daraus beim Eindringen zweier Spermien ohne weiteres ein Widerstreit der Bilateralitätsbestimmungen, der für die pathologische Entwicklung verantwortlich zu machen sei.

DRIESCH selbst hat bereits die Grundlagen dieser Hypothese gekennzeichnet, indem er schreibt (46, p. 629): „Freilich ist nicht einmal der ROUXSche Befund für den Frosch völlig sicher; seine Uebertragung auf die Echinodermen ist völlig vermutungsmäßig.“ Und wenn DRIESCH für den Frosch hinzufügt, daß jedenfalls eine durch Gravitation gesetzte Symmetrie die durch das Sperma gesetzte überwinden kann, so habe ich etwas ganz Entsprechendes auch für das Seeigelei feststellen können; daß nämlich jede beliebige dem Ei durch Streckung aufgezwungene künstliche Symmetrie für die Medianebene bestimmend ist. Auch hat DRIESCH selbst schon hervorgehoben, daß seine Erklärung gegenüber der Parthenogenese versagt, und zwar versagt sie nicht nur gegenüber den sich abnorm entwickelnden parthenogenetischen Keimen, sondern noch mehr gegenüber den normalen, die uns lehren, daß auch der nicht deformierte Keim im stande ist, ohne Spermium<sup>1)</sup> eine bilaterale Symmetrie zu gewinnen. Diese Tatsachen zeigen die Bilateralitätsbestimmung als so unabhängig vom Spermium, daß nicht einzusehen ist, wie das Eindringen zweier Spermien die Bilateralität stören sollte.

Vor allem aber wäre, wenn die DRIESCHSche Hypothese irgend einen erklärenden Wert beanspruchen wollte, zu fordern, daß die Doppelbefruchtung die Keime eben wirklich in der Herstellung der Bilateralität stört. Wenn disperme Keime ihre normale Symmetrie nicht finden können, warum bilden sie nicht eine

---

1) Vgl. hierzu auch T. GARBOWSKI (55).

abnorme oder gar keine? Wir wissen durch die HERBSTSchen Lithiumversuche, daß völlig gesunde Echinidenlarven von radialer Symmetrie entstehen können; auch in normalem Seewasser können, wie ich mich überzeugt habe, unter Umständen radiäre „Plutei“ auftreten. Das wäre also eine Entwicklungsrichtung, die den dispermen Keimen offen stünde. Niemals aber habe ich unter den dispermen Keimen eine solche Form gesehen. Oder, wenn der Spermapfad die Medianebene bestimmt, warum entstehen dann nicht bei zwei im Winkel zueinander gestellten Spermawegen sehr charakteristische Doppelbildungen? Wir wissen, wie leicht sich bei Echiniden durch gewisse Eingriffe Doppelmonstra von ganz gesunder Beschaffenheit erzielen lassen; die prinzipielle Fähigkeit, bei „doppelter Medianebene“ eine Doppelbildung zu liefern, muß dem Echinidenei also jedenfalls zukommen. Nicht die geringste Spur solcher Tendenzen aber hat sich je an einem dispermen Ei gezeigt. Vielmehr ist es eines der durchgreifendsten Ergebnisse meiner Untersuchungen, daß jede Larve, wenn sie nur überhaupt gesund genug ist, spätere Stadien zu erreichen, auch im stande ist, eine Symmetrieebene zu finden.

Also nicht eine Andeutung von dem, was man nach der Hypothese von DRIESCH erwarten sollte, macht sich bemerkbar, wohl aber etwas ganz anderes: die meisten dispermen Keime werden krank. Warum sollte Störung bei der Bilateralitätsbestimmung die Keime krank machen? Und überdies schon krank auf dem Blastulastadium, wo die Aufgabe, eine bilaterale Symmetrie zu gewinnen, noch gar nicht an den Keim herangetreten ist! Schon diese Tatsache allein, daß die dispermen Keime in ihrer großen Mehrzahl nicht zu gastrulieren vermögen, scheint mir zu genügen, um die Hypothese von DRIESCH auszuschließen.

Völlig unerklärt bleibt weiterhin bei der Annahme von DRIESCH das so äußerst charakteristische Faktum, daß die Dreier viel günstigere Entwicklungsaussichten besitzen als die Vierer; völlig unerklärt bleibt das Phänomen der partiellen Erkrankung; völlig unerklärt die verschiedenen Arten der Zellerkrankung. Und von der Tatsache, daß man durch Furchenunterdrückung in normalen Eiern die gleichen Erscheinungen hervorrufen kann, wie durch Dispermie, gibt die Hypothese gleichfalls keine Rechenschaft.

Daß DRIESCH trotzdem der Meinung ist, sein Erklärungsversuch verdiene vor dem meinigen methodologisch den Vorzug, dafür ist für ihn vor allem die Erwägung bestimmend, daß meine Theorie,

wie er sagt, etwas „völlig Unbekanntes, ad hoc Erfundenes“ einführt. Ich glaube nicht, daß diese Charakterisierung zutreffend ist. Unter „ad hoc erfunden“ versteht man eine Annahme, die lediglich gemacht wird, um ein einzelnes Faktum zu erklären, das einer bestimmten, vorgefaßten Anschauung widerspricht. Meine Hypothese der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen dagegen ist im Widerspruch zu einer von mir früher vertretenen Ueberzeugung entstanden, und sie ist nicht ausgedacht, um einen einzelnen isolierten Befund zu erklären, sondern sie ist die einzige mir möglich erscheinende Annahme, welche alle Tatsachen der dispermen Entwicklung einheitlich zu erklären vermag.

Wenn aber, wie DRIESCH weiter zu fordern scheint, niemals etwas bis dahin „Unbekanntes“ eingeführt werden dürfte, so wüßte ich überhaupt nicht, wozu wissenschaftliche Arbeit führen sollte. Noch in einer anderen Form kehrt dieses Argument bei DRIESCH wieder, nämlich in den Worten (46, p. 627), daß für meine Annahme bei meinem Objekt „gar nichts Sichtbares“ spreche. Dieser Satz war schon, als er geschrieben wurde, nicht zutreffend und ist es heute noch weniger. Denn die Größen- und Gestaltverschiedenheiten der Echiniden-Chromosomen, in denen nach den Untersuchungen des Herrn F. BALTZER (vergl. p. 69) ganz ähnliche Gesetzmäßigkeiten nachweisbar sind, wie bei den Insekten, bieten wirklich alles dar, was man in diesem Fall an „Sichtbarem“ erwarten kann.

Was DRIESCH schließlich bei dem Satz im Auge gehabt haben mag, daß mein Erklärungsversuch „so viel des Neuen“ einführe, ist mir unklar geblieben. Denn das Hauptcharakteristikum meiner Theorie der dispermen Entwicklung ist ja gerade dieses, daß sie mit einer einzigen Annahme eine nicht ganz geringe Mannigfaltigkeit von Erscheinungen zu erklären vermag.

Noch eine zweite Vermutung über die pathologische Wirkung der Doppelbefruchtung hat DRIESCH in seiner letzten Schrift (47) geäußert und durch ein Experiment zu prüfen versucht. Er schreibt darüber (p. 781): „Nach R. S. LILLIE sind die sauer reagierenden Kerne negativ, die Protoplasmen positiv geladen. Das disperme Ei hat jedenfalls zu viel Kern: kommen hier chemo-elektrische Effekte in Frage? Es waren unter anderen solche Erwägungen, welche mich, auf Anraten meines Freundes HERBST, versuchen ließen, ob sich nicht etwa durch Zusatz von NaOH zum Seewasser disperme Eier zur Entwicklung bringen lassen möchten“. Das Resultat war ein gänzlich negatives.



Auch diesen Gedankengang muß ich für verfehlt halten. Denn nach allem, was wir nunmehr über die Beziehungen von Kernmenge und Plasmamenge im Echinidenkeim wissen, hat es keinen Sinn, innerhalb der Grenzen, in denen sich die Dispermie hält, beim jungen Keim von zu viel oder zu wenig Kernsubstanz zu reden. Und auch ohne diese Erwägungen ist es jedenfalls unrichtig, ihm zu viel Kern zuzuschreiben. Denn schon die primären Blastomeren und somit auch alle ihre Abkömmlinge besitzen ja im Durchschnitt nicht mehr, sondern weniger Kernsubstanz als der normale Keim.

Alle diese Sätze von DRIESCH und manche anderen machen den Eindruck, daß dem Autor bei ihrer Abfassung die Tatsachen der dispermen Entwicklung nicht genügend gegenwärtig waren. Und nur unter dieser Voraussetzung kann ich mir seine Meinung erklären, man werde ihm zugestehen müssen, daß er seine eigenen Anschauungen ebenso kritisch behandelt habe wie die meinigen. Höchstens im negativen Sinne ließe sich in dieser Behauptung eine gewisse Berechtigung finden. Denn das, was die Aufgabe des Kritikers gewesen wäre, die beiderseitigen Hypothesen mit allen Tatsachen der dispermen Entwicklung zusammenzuhalten, hat DRIESCH gar nicht unternommen.

Als ein weiterer Gegner der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen ist vor kurzem P. JENSEN (82) aufgetreten. Er führt (p. 81) zwei Punkte an, welche seiner Meinung nach ungezwungener zu einem Verständnis der Dispermieerscheinungen führen als meine eigenen „kunstvoll ersonnenen Erklärungsversuche“. Der eine bezieht sich auf die Kernplasmarelation, deren Störung in dispermen Keimen ein ausreichender Grund für die von mir beschriebenen Abnormitäten sein könne. Ich habe diese Annahme oben (p. 198 ff.) so eingehend diskutiert und glaube sie so sicher als unhaltbar nachgewiesen zu haben, daß ich dem dort Gesagten um so weniger etwas hinzuzufügen habe, als JENSEN keinen Versuch gemacht hat, diesen Einwand irgendwie zu begründen. Was aber sein zweites Argument anlangt, es sei naheliegend, „daß die beiden Spermatozoen durch die Zweizahl ihrer Entwicklungstendenzen die gesamte Entwicklung in abnorme Bahnen leiten möchten“, so ist mir nicht klar, wie JENSEN in diesem Satz einen Widerspruch gegen meine Anschauungen erblicken kann. Denn freilich ist es in irgend einem Sinn „die Zweizahl der Entwicklungstendenzen“, welche schädlich ist, nämlich nach meiner Theorie die Zweizahl der ins Ei eingeführten

Centrosomen, die sich hier so weiterentwickeln, als ob jedes das einzige wäre. Was JENSEN an diesem meinen Erklärungsversuch als „kunstvoll ersonnen“ tadelt, kann, da die Theorie nur auf einer einzigen, überdies sehr einfachen Annahme ruht, offenbar nur dieses sein, daß ich versucht habe, mir alle Konsequenzen dieser Annahme klar zu machen und zu prüfen, ob die sich hierbei ergebenden Postulate durch die Tatsachen der dispermen Entwicklung bestätigt werden. Wer es, wie JENSEN, natürlich findet, daß „die durch die Dispermie gesetzten abnormen Entwicklungsbedingungen noch nicht im einzelnen zu übersehen sind“ (p. 81), wer also auf eine Erklärung der Tatsachen der dispermen Entwicklung verzichtet, der kann freilich auch auf jede Theorie verzichten.

Endlich hat vor kurzem C. RABL (104) meine Theorie nach seiner Meinung widerlegt und zwar, wie er sagt, mit Argumenten, die zum Teil meinen eigenen Arbeiten entnommen sind. RABL geht von der Voraussetzung aus, daß Ei- und Spermakern, wenn sie im Ei im Ruhezustand sich befinden — das wäre also für den Spermakern nach seiner Verschmelzung mit dem Eikern — organbildende Substanzen ins Plasma abgeben. Im dispermen Ei finden sich drei ruhende Kerne, die allerdings fast stets in einem einzigen Kern, einem Trikaryon, vereinigt sind. Es sei nun, meint RABL, sehr wahrscheinlich, daß die von diesem Trikaryon ins Plasma übertretenden Substanzen hier anders verteilt werden als diejenigen, die von dem Amphikaryon des normalbefruchteten Eies ausgehen. Schneiden dann die ersten Furchen durch, so sei es wahrscheinlich, daß die 4 Blastomeren andere plasmatische Qualitäten erhalten als bei der normalen Furchung. So wäre also die Verschiedenwertigkeit der Blastomeren des dispermen Eies leicht erklärt.

Diese Hypothese arbeitet mit zwei höchst unwahrscheinlichen, wenn nicht unmöglichen Annahmen, nämlich erstens mit der Voraussetzung, daß in der kurzen Zeit, während welcher der ruhende erste Furchungskern besteht, von ihm organbildende Substanzen ins Eiplasma abgegeben werden, welche nicht etwa für die nächstfolgenden Entwicklungsvorgänge bestimmt wären, sondern erst nach vollendeter Blastulation zur Wirksamkeit kämen. Denn erst von hier an beginnen ja die dispermen Keime sich anders zu verhalten als die normal befruchteten. Könnte es einen ungeeigneteren Zeitpunkt geben, um solche für viel spätere Entwicklungsvorgänge

bestimmte Substanzen in gesetzmäßig verschiedener Weise im Keim zu verteilen, als vor der ersten Teilung der Eies, wo dann immer noch der ganz exakte Verlauf der Teilungsebene dazu gehört, um den normalen Effekt zu sichern?

Da RABL sich bei dieser Annahme auf mich selbst beruft, sei auf folgenden vor 15 Jahren von mir geschriebenen Passus (12, p. 468) hingewiesen. „Wenn man es nach den Beziehungen, die wir zwischen Kern und Protoplasma annehmen müssen, begreiflich findet, daß der Kern der Ovocyte dem Zellkörper proportional heranwächst, so muß es um so auffallender erscheinen, daß der Eikern, der doch einer ebenso großen Zelle angehört, und desgleichen der erste Furchungskern, in den größten wie in den kleinsten Eiern die Dimensionen gewöhnlicher Zellkerne nicht überschreitet.... Es scheint mir nun, daß dies so zu erklären sein dürfte, daß der Eikern und der nach der Befruchtung hergestellte erste Furchungskern gar keinen formativen Einfluß auf das Protoplasma auszuüben haben. Das gesamte zur Entwicklung, wenigstens zur ersten Entwicklung, notwendige Material ist vorhanden; nun handelt es sich zunächst um nichts anderes, als die erste Embryonalzelle in eine Anzahl gesetzmäßig angeordneter Zellen zu zerfallen. Dieser Vorgang, der Furchungsprozeß, scheint aber durch die Anordnung des Eimaterials allein vollkommen bestimmt zu sein; eine Direktion desselben von seiten der Kerne — deren Entbehrlichkeit übrigens damit keineswegs behauptet werden soll — findet allem Anschein nach nicht statt<sup>1)</sup>. Erst wenn eine aktive Spezialisierung der Furchungszellen beginnt, müssen wir wieder engere Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma voraussetzen; zu dieser Zeit aber sind die Furchungszellen schon so klein, daß die ihnen zugehörigen Kerne nun zur Menge des Protoplasmas in keinem Mißverhältnis mehr stehen.“ Diese Sätze zeigen, daß mein Widerspruch gegen die RABLschen Vorstellungen nicht erst von heute stammt.

---

1) (Anmerkung von 1892) Ich schließe dies vor allem aus folgender Tatsache. Der Furchungsprozeß eines Eies von Echinus ist von dem eines Eies des Sphaerechinus in bestimmten Charakteren unterschieden. Bastardiert man nun Sphaerechinus-Eier mit Echinus-Samen, aus welcher Kreuzung sich stets eine Larvenform entwickelt, welche zwischen den beiden elterlichen genau die Mitte hält, so mußte, wenn schon die Furchung von seiten der Kerne beeinflusst würde, bereits hier eine Modifikation in der Richtung gegen die väterliche Art zu bemerken sein. Dies ist jedoch nicht der Fall.



Ist nun die erste Annahme RABLS bereits bedenklich, so scheint mir dies mit seiner zweiten in noch viel höherem Grade der Fall zu sein. Die organbildenden Substanzen, die von einem Trikaryon ausgehen, sollen anders im Eiplasma verteilt werden, als die aus einem Amphikaryon austretenden. Schon die Tatsache, daß das Monokaryon den Keim zu ebenso normaler Entwicklung befähigt, wie das Amphikaryon, widerspricht dieser Annahme. Wenn der einzelne Vorkern genau so wirkt wie zwei, dann muß das Gleiche auch von dreien erwartet werden. Höchstens könnte man denken, das Trikaryon wirke wegen seiner größeren Quantität in irgend einer Weise „zu stark“. Aber erstens müßte sich diese Wirkung in allen dispermen Keimen in gleicher Weise äußern, und zweitens müßte dann auch das Amphikaryon in einem kleinem Eifragment zu stark wirken. Keines von diesen beiden Postulaten aber wird von der Natur bestätigt.

Noch wichtiger ist der Umstand, daß man nicht einzusehen vermag, wie ein aus lauter gleichen Teilen bestehender Kern nach verschiedenen Richtungen verschieden wirken soll. Für RABL sind alle Ei- und Spermachromosomen essentiell gleichwertig. Eine nach verschiedenen Richtungen gesetzmäßig verschiedene Wirkung könnte ein Komplex solcher Gebilde nur dann entfalten, wenn sie erstens alle in gleicher Weise polar differenziert und zweitens in gesetzmäßiger Weise nebeneinander geordnet wären. Daß im ersten Furchungskern der Echiniden eine solche Ordnung nicht besteht, vielmehr die einzelnen Chromosomen wahllos durcheinander gemischt und gelagert sind, ist sicher. Damit ist der RABLSchen Voraussetzung jegliche Grundlage entzogen.

Aber damit sind wir noch nicht zu Ende. Selbst wenn die Hypothese RABLS so beschaffen wäre, daß man sie nicht von vornherein abweisen müßte, könnte sie doch nicht das leisten, was ihr Autor ihr zuschreibt, nämlich meine Schlußfolgerungen zu widerlegen. Denn dazu wäre nötig, daß diese Hypothese die Erscheinungen der dispermen Entwicklung mindestens ebensogut zu erklären vermöchte wie die meinige. Und man frage sich also, wie die Ueberlegenheit der Dreier über die Vierer und alle übrigen in dieser Arbeit mitgeteilten Einzelheiten nach den RABLSchen Annahmen erklärt werden sollen.

Ein Einwand endlich, der mir im Gespräch mehrmals begegnet ist, ist der, daß solche asymmetrische oder partiell-defekte, bzw. partiell-pathologische Larven, wie ich sie als charakteristische

Folge bestimmter, durch mehrpolige Mitosen bewirkter Chromosomenverteilung ansehe, auch in völlig normalen Zuchten zu finden seien und sonach für meine Schlußfolgerungen nichts beweisen könnten. Hierauf ist zu erwidern, daß die von mir studierten Objekte, mit Ausnahme der Dreier, gleichfalls aus „völlig normalen Zuchten“ stammen, d. h. aus Eiern, an denen nicht der geringste Eingriff vorgenommen worden ist. Was an ihnen spezifisch ist, das ist nur das Eindringen zweier Spermien, befördert durch den Zusatz großer Spermamengen. Wo immer Seeigeleier gezüchtet werden und besonders dann, wenn der Experimentator nicht speziell Sorge trägt, daß nur wenig Sperma mit den Eiern in Berührung kommt, werden sich in geringerem oder größerem Prozentsatz disperme Keime vorfinden, und alle Arten von Larven des Tetraster- und Doppelspindel-Typus, also Larven, wie ich sie auf Taf. VIII und IX abgebildet habe, werden in sogenannten normalen Zuchten vorkommen. Damit wird auch dieses Bedenken hinfällig.

#### Q. Zur Theorie des Kerns und der Vererbung.

Die Theorie der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen setzt nicht notwendigerweise die Theorie der Chromosomen-Individualität voraus. Denn welcher Art auch die Zustände im ruhenden Kern sein mögen, aus denen sich bei Beginn der Mitose einzelne Chromatinstücke differenzieren, die Möglichkeit, daß diese untereinander verschiedenwertig sind, kann nicht bestritten werden. Allein wenn auch die beiden Theorieen einander nicht fordern, so stehen sie doch in so naher Beziehung und müssen sich, wenn sie beide richtig sind, in ihrer spezielleren Ausgestaltung gegenseitig so wesentlich beeinflussen (vgl. die Betrachtungen auf p. 67 ff.), daß es angezeigt ist, hier auch einen Blick auf den Inhalt und die Grundlagen der Individualitätstheorie zu werfen. Es dürfte dies um so mehr am Platze sein, als neuerdings R. FICK (51) in einem interessanten und viel beachteten Aufsatz diese und andere auf das Chromatin sich beziehenden Anschauungen als unhaltbar bezeichnet und ihr Aufgeben gefordert hat. Ich gehe auf die kritischen Erörterungen FICKS an dieser Stelle nur insoweit ein, als sie sich auf die Hypothese der Individualität der Chromosomen beziehen, möchte aber nicht unterlassen, zu bemerken, daß meine Meinung auch in anderen Punkten von der seinigen erheblich abweicht.

Wenn ich die Argumente überblicke, die dieser Forscher gegen die Individualitätstheorie vorgebracht hat, so komme ich zu dem Resultat, daß sein Widerspruch im wesentlichen darauf beruht, daß er den Sinn der Theorie mißversteht. So ist, wie schon GROSS (57) hervorgehoben hat, sein Kampf in der Hauptsache ein Streit um Worte.

Was durch den kurzen Ausdruck: „Individualität der Chromosomen“ bezeichnet werden soll, ist die Annahme, daß sich für jedes Chromosoma, das in einen Kern eingegangen ist, irgend eine Art von Einheit im ruhenden Kern erhält, welche der Grund ist, daß aus diesem ruhenden Kern wieder genau ebenso viele Chromosomen hervorgehen und daß diese Chromosomen überdies da, wo vorher verschiedene Größen unterscheidbar waren, wieder in den gleichen Größenverhältnissen auftreten und daß sie dort, wo sie vor der Kernbildung in charakteristischer Weise orientiert waren, diese Orientierung bei ihrem Wiedererscheinen häufig in gleicher Weise darbieten. Die Hypothese setzte eine bestimmte Vorstellung an die Stelle von bis dahin ganz fehlenden oder unbestimmten Vorstellungen, speziell derjenigen von C. RABL (103), der einen Rest der Chromatinfäden im ruhenden Kern erhalten bleiben ließ mit wesentlich derselben Verlaufsweise wie im Knäuel. Dieser RABLSchen Strukturtheorie, wie man sie nennen könnte, tritt die Individualitätstheorie gegenüber, indem sie das Fortbestehen einer bestimmten Anordnung im ruhenden Kern für gleichgültig erklärt (vgl. 9, p. 5), dafür aber eine Identität jedes neuen Chromosoma mit einem alten in irgend einem Sinn behauptet<sup>1)</sup>.

1) Es ist ein Irrtum, wenn C. RABL neuerdings (104) die Meinung ausspricht, er habe im Jahre 1885 die Individualitätshypothese, wenn auch nicht unter diesem Namen, aufgestellt. Hätte diese Idee ihm damals deutlich vorgeschwebt, so hätte er nicht nur in positiver Hinsicht seine Anschauung anders aussprechen müssen, sondern er hätte vor allem nicht Ansichten äußern können, die mit der Individualitätshypothese in entschiedenem Widerspruch stehen. Man braucht nur die Erörterungen über die Chromosomenzahl auf den pp. 250/251 seiner Abhandlung (103) zu lesen, um zu erkennen, daß hier von dem Gedanken an eine durch jedes Chromosoma repräsentierte Einheit, an eine Identifizierung jedes neuen Mutterchromosoma mit einem der in den Kern eingegangenen Tochterchromosomen, noch keine Spur vorhanden ist. Damit wird den hervorragenden Verdiensten C. RABLS um die Schaffung einer der wichtigsten Grundlagen für die Individualitätstheorie nicht zu nahe getreten.



Es ist ein Vorzug der gewählten Benennung, daß sie sehr wenig präjudiziert und deshalb, entgegen der Meinung von FICK, der Gefahr einer Mißdeutung oder dogmatischen Verhärtung kaum ausgesetzt ist. Denn sie läßt einerseits diejenige speziellere Vorstellung zu, die sich aus den Befunden von RABL und mir zunächst aufgedrängt hatte, daß das Chromosoma im Ruhekern nur nach Art eines Rhizopoden in ein Gerüstwerk übergegangen ist, um sich vor der Kernauflösung wieder zusammenzuziehen. Andererseits fügt sich der Benennung auch die Vorstellung, von der ich zuerst als einer Möglichkeit gesprochen habe und die dann in HAECKER (58) und STRASBURGER (118) Vertreter gefunden hat, daß von jedem Chromosoma eine achromatische Grundsubstanz als Einheit übrig bleibt, aus der die Chromatinpartikel austreten und in der sie sich wieder sammeln<sup>1)</sup>. Der Ausdruck Individualitätstheorie ist weiterhin mit der Vorstellung verträglich, daß in jedem Chromosoma eine Art Zentralorgan besteht, das, mit einer gewissen Attraktionskraft begabt, immer wieder ein bestimmtes Chromatinquantum um sich sammelt. Endlich widerstreitet die Benennung auch nicht der Annahme, daß das Chromosoma aus lauter selbständigen Individuen besteht, die, mit spezifischer Anziehung füreinander ausgestattet, sich nach völliger Zerstreuung wieder in einem Chromosoma zusammenfinden; d. h. die Individualitätstheorie umfaßt zugleich die Ficksche „Manövrier-

---

1) Diese Anschauung kritisiert FICK (p. 201) durch den Satz: „Ein Chromosom ohne Chromatin erscheint mir wie eine Perlenkette ohne Perlen!“ Das klingt freilich vernichtend. Aber man wähle nur ein anderes Bild, z. B. eine Weinflasche ohne Wein, so wird man das „Chromosoma ohne Chromatin“, d. h. den Chromatinträger der Mitose, der zu anderen Zeiten diese Substanz verlieren kann, nicht mehr so sinnlos finden. Jedenfalls ist es nichts als das Wort, woran FICK sich stößt, und wenn man statt Chromosom „Karyosom“ sagt, ist alles in Ordnung. — Neben der eben zitierten Äußerung steht bei FICK der andere Satz: „Das individuell Erscheinende am Chromosom ist doch sein Chromatingehalt“ . . . . Auch hier scheint mir ein Mißverständnis vorzuliegen, zu dessen Aufklärung nochmals die Weinflasche dienen mag. Wenn ich zwei gleiche Weinflaschen habe, die eine mit Moselwein, die andere mit Rheinwein, so ist das, was die beiden Komplexe „individuell“ unterscheidet, allerdings ihr Weingehalt; was sie aber zu „Individuen“ macht, ist nicht der Wein, sondern die Flasche. Um das Individualisierte aber handelt es sich bei der uns beschäftigenden Theorie, nicht um das Individuelle.

Hypothese“, indem ja auch ein Komplex, der nach Art eines Infanterieregiments oder Insektenstaats konstituiert ist, als ein Individuum bezeichnet werden kann und schon oft so bezeichnet worden ist.

Daß FICK die von ihm vertretene Hypothese nicht lediglich als speziellere Ausführung der Individualitätstheorie anerkennt, dazu scheint mir neben seiner zu engen Fassung des Begriffs „Individuum“ auch der Umstand beizutragen, daß er eine, wie ich glaube, notwendige Konsequenz seiner Hypothese ignoriert. Wenn die Chromosomen Formationen von viel kleineren Chromatin-individuen sind, die sich im Ruhekern voneinander lösen und im Kernraum zerstreuen, und wenn nicht von jedem Chromosoma irgend etwas übrig bleibt, das bei Beginn der nächsten Mitose jene Granula in ungefähr gleicher Menge wie vorher in oder um sich sammelt, dann ist angesichts der Konstanz der Chromosomenzahl und angesichts jener Fälle, wo einzelne Chromosomen von einer Zellengeneration zur nächsten nach ihrer Größe oder sonstigen Eigenschaften identifiziert werden können, nur die Annahme möglich, daß die Teilchen, die in einem Chromosoma verbunden waren, gewisse spezifische Eigenschaften haben, durch die sie sich von denen aller übrigen Chromosomen unterscheiden. Denn sonst würden sich, wenn zum Sammeln geblasen wird, im besten Fall eine Anzahl von Haufen bilden, nimmermehr aber könnte eine bestimmte Zahl von Gruppen mit gesetzmäßigen Größendifferenzen auftreten. Diese allen Teilchen eines Chromosoma zukommende Spezifität, welche die Ficksche Hypothese voraussetzt, sie ist es eben, die alle diese Teilchen, mögen sie auch überall im Kern zerstreut und mit denen der anderen Chromosomen gemengt sein, als eine Einheit umfaßt und uns berechtigt, von einem individuellen Fortbestehen des Chromosoma zu reden.

Einige Stellen in dem Aufsatz von FICK scheinen anzuzeigen, daß es ihm widerstrebt, das als ein Individuum zu bezeichnen, was seinerseits aus Individuen zusammengesetzt ist. Dem Zoologen, der beständig die ganze Mannigfaltigkeit tierischer Existenzen zu überblicken hat, liegt das Relative und naturgemäß Unbestimmte des Individualitätsbegriffes wohl näher. Auf S. 202 schreibt FICK: „Bei der Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen . . . . . ist BOVERI natürlich auf alle Fälle gezwungen, die Erhaltung der Individualität der Chromosomen preiszugeben.“ Und er sieht hier einen der vielen Widersprüche, die zum Aufgeben der Individualitätshypothese

nötigen. Es genügt, die Frage zu stellen, ob die Verschmelzung von Ei- und Samenzelle FICK veranlaßt, die Lehre von der Individualität der Zellen aufzugeben?

Mit dem Gesagten glaube ich gezeigt zu haben, daß FICKS Einwendungen keineswegs ein Aufgeben der Individualitätstheorie, sondern höchstens eine Modifikation derselben verlangen. Eine weitere Frage aber ist die, ob die Zustände, die wir an den Zellkernen beobachten, der FICKSchen Vorstellung überhaupt günstig sind. Die Objekte, an denen ich selbst den Uebergang der Tochterchromosomen in den Zustand des Ruhekerns und die Bildung der neuen Mutterchromosomen aus diesem Ruhekern studiert habe, lassen, wie mir scheint, keine andere Deutung zu als diejenige, die vorher schon mehr oder weniger bestimmt FLEMMING, C. RABL u. a. gegeben hatten, daß nämlich die Tochterchromosomen durch Aussenden von Fortsätzen in ein Gerüstwerk übergehen, und daß jedes neue Chromosom aus einem gewissen Bezirk dieses Gerüsts durch Kontraktion entsteht. Dazu kommen dann noch als höchst wichtige Ergänzung die bei verschiedenen Kernformen ermittelten deutlichen Anzeichen, daß jeder aus einem Chromosoma entstandene Gerüstbezirk wieder in ein Chromosoma zusammenfließt (vergl. 26).

Alle diese Fälle — und ich glaube, sie dürfen noch immer als die bestuntersuchten gelten — fallen also von vornherein aus der FICKSchen Hypothese heraus. Was aber bleibt dann übrig? FICK beruft sich auf die Verhältnisse in den Keimbläschen und dabei besonders auf seine eigenen Studien an den Keimbläschen von Amphibien-Eiern. Leider liegt bisher über diese Untersuchungen nur eine äußerst kurze Mitteilung (50) vor, aus der sich kein Urteil gewinnen läßt, was FICK über das Schicksal der in das Keimbläschen eingegangenen und über die Bildungsweise der aus dem Keimbläschen wieder hervorgehenden Chromosomen ermittelt hat. Betrachtet man aber die Angaben, die sonst in der Literatur vorliegen, so schließen sie sich entweder dem von anderen Kernen Bekannten zwanglos an, so diejenigen von N. M. STEVENS für *Sagitta* (117), oder sie geben auf unsere Frage überhaupt keine Antwort und unterstützen somit auch nicht die spezielleren Vorstellungen von FICK<sup>1)</sup>. Jedenfalls muß es als verfehlt bezeichnet

---

1) Vergl. hierzu auch meine Bemerkungen in p. 40/41. — Was im übrigen die Riesenkeimbläschen der Wirbeltiere anlangt, so halte ich die Darstellung, die RÜCKERT (109) im Jahre 1892 für die *Selachier* gegeben hat, noch keineswegs für widerlegt.



werden, die klaren Fälle nach denjenigen, wo man nichts Klares sieht, beurteilen zu wollen. Und es ist eine unzweifelhaft irrige Auffassung, wenn FICK meint, das Keimbläschen, das er den „Kern der Kerne“ und den „Kern par excellence“ nennt, müsse in Fragen der Kernmorphologie deshalb die beste Auskunft geben, weil es unter allen Kernen am größten ist. Es ist fast zu verwundern, daß das Keimbläschen zu einer solchen irrigen Bewertung des Volumens in Fragen der Morphologie hat Veranlassung geben können. Denn was liegt näher, als von dem größten Kern den Blick auf die größten Zellen zu richten, auf die riesigen Wirbeltier-Eier, für die dann ein Gleiches gelten müßte. Welche Schwierigkeiten aber waren zu überwinden, bis man zu einer richtigen Auffassung dieser Eier und ihres Furchungsprozesses gelangen konnte, d. h. bis man sich zu überzeugen vermochte, daß sie im Prinzip das Gleiche darbieten, was bei einem kleinen Ei die einfachste mikroskopische Betrachtung gelehrt hatte!

FICK stellt die Theorie der Chromosomen-Individualität an verschiedenen Stellen als eine Lehre hin, die die Chromosomen als „wichtige“ Individuen betrachte, was schon angesichts ihrer verschiedenen Zahl bei nahe verwandten Organismen unzulässig sei<sup>1)</sup>. Ich selbst habe jedenfalls niemals ein solches Werturteil abgegeben. Daß es in der Frage der Kernkonstitution Dinge gäbe, die viel wichtiger wären, wenn wir etwas von ihnen wüßten, dieser Meinung bin ich auch. Einstweilen aber sind wohl die Chromosomen für unsere Hilfsmittel faßbar, nicht aber jene sogenannten „Chromatin-Bionten“, „Lebens- bzw. Erbeinheiten“, die FICKS Gedankengang beherrschen, obgleich er sie selbst hypothetisch nennt. Für den Theoretiker, der nach ART WEISMANN'S sich aus den Tatsachen der Vererbung ein anschauliches Bild des cellulären Vererbungssubstrates zu konstruieren sucht, sind solche Symbole vielleicht nicht zu entbehren; der Zellenforscher dagegen

---

1) Was den von mir geäußerten Gedanken anlangt (26, p. 101), daß das generative Chromosoma von *Ascaris megalocephala* eine Art von Sammelchromosoma darstelle und einer größeren Anzahl von Chromosomen bei *Ascaris lumbricoides* äquivalent sei, so hätte ich es richtig gefunden, wenn FICK bei seiner sehr abfälligen Besprechung dieser Vermutung (p. 189) die triftigen Gründe mitgeteilt hätte, die für sie anzuführen sind. Daß Chromosomen, die bei einer Species unabhängig voneinander sind, sich bei einer nahe verwandten assoziieren können, hat übrigens inzwischen McCLELLAND (92) für Heuschrecken gezeigt.

hat nach meiner Meinung von ihnen abzusehen, solange er nicht auf seinem Feld etwas zu erkennen vermag, das jenen Konzeptionen entsprechen könnte.

FICK sagt, meine Befunde über das „proportionale Kernwachstum“ und die von mir daran geknüpften Betrachtungen (26, 27) bewiesen nichts anderes, als daß überhaupt individualisierte Gebilde im Chromatin vorhanden sind. Ich muß ihm darin recht geben. Da uns jedoch aus dem Studium der Kernmorphologie nichts anderes bekannt ist, das diesem Postulat einzelner im ruhenden Kern bestehender Individuen entsprechen könnte, als die Chromosomen, diese aber sich der aufgestellten Forderung aufs beste fügen, so scheint es mir gerechtfertigt, in jenem Postulat ein gewichtiges Argument für die Individualität eben der Chromosomen zu erblicken.

Von einer anderen Seite her tritt soeben C. M. CHILD<sup>1)</sup> der Individualitätstheorie entgegen. Schon früher hatte er für den Bandwurm *Moniezia* die Angabe gemacht, daß bei der Keimzellenbildung neben Mitosen auch direkte Kernteilungen ein reguläres Vorkommen seien, und DRIESCH (46) hatte auch bereits diese Angabe gegen meine Schlüsse in betreff der Kernkonstitution angeführt. Ich glaubte darauf nicht eingehen zu müssen, da sich meine Experimente und Schlußfolgerungen auf Seeigel beziehen und nicht auf Bandwürmer. Inzwischen hat nun CHILD seine Beobachtungen auf andere Tiergruppen ausgedehnt, und er glaubt den Beweis geliefert zu haben, daß in weitester Verbreitung Amitose neben mitotischen Teilungen im normalen und regulatorischen Wachstum der Tiere vorkommt. Beide Arten von Teilungen können nach seiner Meinung miteinander abwechseln, derart, daß die Tochterkerne eines Kerns, der sich amitotisch geteilt hat, mit der typischen Chromosomenzahl in eine mitotische Teilung eintreten würden. Es ist klar, daß, wenn dies richtig ist, die jetzt sehr allgemein angenommenen Vorstellungen über die Konstitution des Chromatins falsch sein müssen. Und da für diese Anschauungen doch höchst bedeutungsvolle Tatsachen sprechen, wird es am Platz sein, die Grundlagen der CHILDSchen Behauptungen aufs genaueste zu prüfen. Sollen seine Beobachtungen das, was er vertritt, beweisen, so muß gezeigt sein: 1) daß der doppelkernige Zustand, den er findet, wirklich auf einer Teilung

---

1) C. M. CHILD, Amitosis as a Factor in normal and regulatory Growth. *Anat. Anz.*, Bd. XXX, 1907, No. 11 u. 12.

beruht, 2) daß sich um jeden von diesen Kernen ein Teil des Protoplasmas abgrenzt, und 3) daß die so entstandenen Zellen sich wieder mitotisch teilen und dabei die normale Chromosomenzahl besitzen. Von diesen unerläßlichen Nachweisen ist in dem CHILDschen Aufsatz kein einziger erbracht; denn nicht einmal der erste der drei Punkte ist bewiesen. Freilich sieht es so aus, als seien die Zustände, die er abbildet, auf Kernteilung zu beziehen; seit wir aber durch RÜCKERT und besonders durch HAECKER wissen, daß sich vom Ei her ein Zustand von Doppelkernigkeit kürzere oder längere Zeit erhalten kann, ist es viel wahrscheinlicher, daß CHILDS Bilder in dieser Weise zu deuten sind. Da er sich speziell auch auf Amphibien-Embryonen bezieht und damit auf Objekte, die mir aus eigener Anschauung bekannt sind, sei an diesem Beispiel die Haltlosigkeit seiner Argumentation näher erläutert. Die gleichen Bilder, wie sie CHILD von Amblystoma veröffentlicht hat, finden sich in den Blastomeren von Triton. Für CHILD steht es fest, daß diese Bilder eine amitotische Teilung beweisen, und fraglich bleibt ihm bloß, in welcher Häufigkeit Amitose und Mitose nebeneinander vorkommen. Ich habe vor 3 Jahren Herrn Dr. W. RUBASCHKIN aus St. Petersburg veranlaßt, die den CHILDschen Abbildungen so ungemein ähnlichen Kernzustände in den Triton-Blastomeren eingehender zu untersuchen. Die Arbeit ist vor 2 Jahren erschienen<sup>1)</sup>. Sie lehrt erstens, daß die beiden ruhenden Kerne, die man so häufig nebeneinander findet, nicht durch Teilung eines vorher einheitlichen Kerns entstanden sind, sondern umgekehrt daher rühren, daß die nach der Mitose um die einzelnen Chromosomen auftretenden Bläschen nicht zu einer einzigen Vakuole verschmolzen sind, sondern zu zweien. Und zweitens, was viel wichtiger ist, läßt die Arbeit von RUBASCHKIN keinen Zweifel, daß die beiden Kerne sich niemals voneinander trennen, sondern daß sie sich gemeinsam zur Mitose vorbereiten, welche somit die einzige hier vorkommende Art der Kernvermehrung darstellt.

So glaube ich, daß auch dieser neueste Angriff die Individualitätstheorie nicht zu erschüttern vermag. Im übrigen aber möchte ich, anknüpfend an gewisse allgemeine Ausstellungen FICKS und CHILDS, bemerken, daß ich sehr gerne bereit bin, die von mir angeregte Benennung aufzugeben, wenn eine bessere gefunden werden kann. Einstweilen scheint mir eine solche nicht

---

1) W. RUBASCHKIN, Ueber doppelte und polymorphe Kerne in Tritonblastomeren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXVI, 1905.



zu existieren. Denn der Ficksche Ausdruck „Manövrieren“, selbst wenn die damit verbundene Vorstellung richtig sein sollte, läßt sich nicht zu einem Terminus gestalten, der etwas über die Beziehungen der aufeinander folgenden Chromosomenkomplexe aussagt. Die Bezeichnung von RABL aber: „Kontinuität der Chromosomen“ scheint mir deshalb unbrauchbar, weil sie, ganz entsprechend den RABLSchen Darlegungen von 1885, das Wesentliche nicht ausdrückt, nämlich den genetischen Zusammenhang je eines bestimmten aus dem Kern hervorgehenden mit einem bestimmten der in ihn eingegangenen Chromosomen. Eine „Kontinuität der Chromosomen“ hatte schon FLEMMING gelehrt.

Gehen wir nun zu der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen über, so hat man ihr außer den oben (p. 220 ff.) besprochenen spezielleren Argumenten auch das allgemeine entgegengehalten, daß man unter dieser Voraussetzung eine um so größere Zahl von Chromosomen zu erwarten habe, je komplizierter ein Organismus sei, während wir in Wirklichkeit bei manchen niederen Tieren weit höhere Zahlen finden als bei den Wirbeltieren. Hiergegen ist zu bemerken, daß, wenn eine Verschiedenwertigkeit der Chromosomen für einen Organismus wahrscheinlich gemacht oder bewiesen ist, sie damit natürlich nicht für alle behauptet wird. Es mag Kerne geben, in denen alle Chromosomen gleichwertig sind und wo die Vielheit — von der Bedeutung individueller Verschiedenheiten abgesehen — nur den Zweck hat, eine gewisse Quantität zu repräsentieren. Betrachtet man die Frage als historisches Problem, so wird man gar nicht zweifeln können, daß ein solcher Zustand der Gleichartigkeit der ursprüngliche gewesen ist. Aber ebenso einleuchtend macht es uns die Betrachtung der vielen anderen Fälle in der Natur, wo wir ursprünglich gleichartige Teile ungleich werden sehen, daß auch zwischen den Kernelementen eine Arbeitsteilung eintreten konnte derart, daß bestimmte Leistungen in einzelnen Chromosomen verstärkt wurden, in anderen sich rückbildeten, bis vielleicht zu gegenseitig sich ausschließendem Besitz.

Eine genauere Betrachtung der Chromatinverhältnisse wird dies noch anschaulicher machen. Wenn wir von einem Zustand voller Gleichwertigkeit aller Chromosomen ausgehen, so werden wir nicht umhin können, in jedem einzelnen Chromosoma uns verschiedene Leistungen verbunden zu denken. Denn schon für die Protozoen ist kaum anzunehmen, daß die Funktion des „Chroma-

tins“ nur eine einzige, etwa die Produktion eines spezifischen Stoffes sei. Nach den ausgezeichneten Untersuchungen B. HOFERS (81) an kernlosen Teilstücken von Amöben sind schon in Bezug auf die Bewegung allein zwei verschiedene Kernleistungen auseinander zu halten, nämlich einmal eine Art Steuerung bei den Formveränderungen des Protoplasmas und zweitens die Beteiligung an der Produktion jener Oberflächenschicht, die den Tieren die Klebfähigkeit verleiht, ohne welche sie nicht kriechen können. Zu einem entsprechenden Ergebnis sind wir oben (p. 128) für unser Objekt hinsichtlich der an der Skelett- und Pigmentbildung beteiligten Kernleistungen gelangt. Mögen auch, wie dort als eine Alternative angeführt worden ist, beide Funktionen allen Chromosomen zukommen, so sind wir doch genötigt, sie als voneinander unabhängig zu betrachten.

Endlich liegt, wie ich schon früher hervorgehoben habe, in der Diminution der Chromosomen bei den Ascariden eine Erscheinung vor, welche es höchst wahrscheinlich macht, daß im gleichen Chromosoma Teile von verschiedener Qualität vereinigt sind. Die Grundbedingung für Arbeitsteilung: eine Mehrzahl von Funktionen in unter sich gleichartigen Gebilden, wäre sonach gegeben.

Mehr Schwierigkeiten macht die weitere Frage, welches der Anstoß zur Differenzierung gewesen sein könnte. Der gewöhnliche Anlaß zur Arbeitsteilung in organisierten Wesen scheint der zu sein, daß von den gleichartigen Teilen einzelne durch ihre Position zur Ausübung einer bestimmten Funktion geeigneter sind als die anderen. Diese Funktion verstärkt sich in ihnen, wogegen sie sich in den anderen rückbildet. Daß für die Chromosomen ein solches Moment in Betracht kommen könnte, scheint wenig wahrscheinlich zu sein. Denn wenn auch im Protoplasma axial differenzierter Zellen Zonen von so verschiedener Beschaffenheit vorhanden sein mögen, daß ein an der einen Seite der Kernmembran gelegenes Chromosoma unter anderen Bedingungen steht als diejenigen, welche an anderen Stellen liegen, so spricht doch alles gegen die Annahme, daß es von Zelle zu Zelle immer Abkömmlinge des nämlichen Chromosomas seien, welche jene bestimmte Stelle einnehmen. Nur unter dieser Voraussetzung aber könnte an eine vom Plasmabau angeregte Arbeitsteilung der Chromosomen gedacht werden.

Es wäre aber wohl noch ein anderer Ausgangspunkt für eine solche Differenzierung möglich, nämlich die Kreuzung von Individuen,

die in ihren Chromosomen etwas different geworden sind. Es wären dann in dem neuen Individuum zunächst alle väterlichen von allen mütterlichen Chromosomen in gewisser Hinsicht verschieden. Unsere Vorstellungen über die Reduktion würden die Annahme zulassen, daß bei den Reifungsteilungen dieses Individuums die Konjugation der Chromosomen sich nur zwischen den enger verwandten vollziehen würde, in welchem Fall jede Sexualzelle wieder zu gleichen Teilen Chromosomen beider Typen erhalten würde, ein Verhältnis, das sich bei Inzucht auf alle folgenden Generationen forterben müßte. An Stelle der oben postulierten verschiedenen Position zur Umgebung könnte nun in diesem Fall die Ueberlegenheit der einen Chromosomenserie in Bezug auf eine bestimmte Leistung den Ausgangspunkt einer weitergehenden Arbeitsteilung bilden.

Mit dem Gesagten dürfte wenigstens so viel dargetan sein, daß unsere sonstigen Erfahrungen der Möglichkeit des Eintretens einer Differenzierung ursprünglich gleichartiger Chromosomen nicht widersprechen.

Was lehrt nun in dieser Frage das Aussehen der Chromosomen selbst?

Daß eine qualitative Verschiedenheit dieser Elemente auch irgendwie an ihnen selbst sichtbar sein müsse, kann bei ihrer Kleinheit und bei der Art, wie wir sie zur Anschauung bringen, nicht verlangt werden. Man denke sich Angehörige verschiedener Nematodenfamilien auf die Größe von Chromosomen reduziert, was wäre da von ihrer Verschiedenheit noch zu sehen? Nichts als verschiedene Länge und Dicke. Solche Unterschiede bestehen aber, wie wir nunmehr wissen, auch zwischen den Chromosomen eines und desselben Kerns. Es ist freilich klar, daß diese quantitative Verschiedenheit eine qualitative in unserem Sinn keineswegs fordert, und es ist in dieser Hinsicht bezeichnend, daß bei MONTGOMERY (94), der die morphologische Unterscheidbarkeit einzelner Chromosomen bei Insekten zuerst genauer festgestellt hat, der Gedanke an eine essentielle Verschiedenwertigkeit noch fehlt, und daß SUTTON (121), der ihn, von der morphologischen Seite her, zuerst aufgegriffen hat, sich dabei eben schon auf meine experimentellen Ergebnisse stützen konnte<sup>1)</sup>. Nur Experimente

---

1) Fast in allen Schriften, die über diese Frage handeln, heißt es, daß „SUTTON und BOVERI“ sich für eine qualitative Verschiedenheit der Chromosomen ausgesprochen haben. Man braucht jedoch



können hier entscheiden; und es ist gar nicht auszuschließen, daß die einzelnen Chromosomen der Insektenkerne trotz ihrer verschiedenen Größe doch alle essentiell gleichwertig sind.

In einer Beziehung allerdings wird man den bei Insekten aufgedeckten Verhältnissen schon jetzt den Wert experimenteller Ergebnisse zuerkennen müssen, nämlich hinsichtlich jener Chromosomen, welche in bestimmt verschiedener Weise den einzelnen Samenzellen zugeteilt werden. Wie auch immer diese Befunde zu deuten sein mögen, daß sie irgendwie mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang stehen, wie MAC CLUNG (91) und WILSON (131) näher ausgeführt haben, halte auch ich für sicher.

Ein ganz besonderes Gewicht aber besitzt der Nachweis mikroskopischer Unterscheidbarkeit einzelner Chromosomen im Seeigelkeim. Wenn hier eine, ohne jede Rücksicht auf sichtbare Verschiedenheit angestellte experimentelle Prüfung zu dem Schluß geführt hat: die einzelnen Chromosomen des Kerns müssen verschiedene Eigenschaften besitzen; und wenn dann die mikroskopische Untersuchung, wie oben dargelegt (p. 69/70), eine mit dieser Forderung harmonisierende Verschiedenheit der Chromosomen in der Größe und zum Teil auch in der Form aufgedeckt hat, so hieße es die Skepsis wohl zu weit treiben, wollte man nicht in dem morphologischen Resultat die entschiedenste Bekräftigung des physiologischen erblicken. Für mich wenigstens hat es etwas ungemein Ueberzeugendes, in den von Herrn BALTZER analysierten mehrpoligen Mitosen die in meinen Diagrammen gebrauchten Buchstaben und deren zufällige Verteilung durch bestimmt charakterisierte Chromosomen repräsentiert zu sehen.

---

Suchen wir nun die Natur des von uns erschlossenen Kernzustandes näher zu ergründen, so ist vor allem der Umstand von Wichtigkeit, daß durch die unrichtige Kombination von Chromo-

---

nur den ersten Satz in der Arbeit von SUTTON (121) zu lesen, um zu finden, daß er bei Abfassung seiner Schrift meine Resultate gekannt und benützt hat. — Und ebenso ist es unrichtig, wenn gesagt wird, ich sei in der Idee, daß die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen mit den MENDEL'schen Tatsachen in Zusammenhang stehe, SUTTON gefolgt. Ich bezweifle durchaus nicht, daß SUTTON selbständig auf diese Beziehungen aufmerksam geworden ist. Wenn aber überhaupt einer von uns beiden diesen Gedanken vom anderen haben soll, so könnte nach der zeitlichen Folge der Publikationen zwar SUTTON ihn von mir haben, nicht aber ich von ihm.

somen die Zellen nicht nur zur Untätigkeit verurteilt, sondern daß sie in weitaus den meisten Fällen krank werden und zu Grunde gehen. Man könnte zunächst denken, daß Sistierung der Entwicklung immer schon ein Kranksein der Zellen bedeute und eine unmittelbar sich anschließende Degeneration notwendig zur Folge habe. Allein wir wissen gerade für die Echiniden aus Versuchen von DRIESCH (41) und von mir (19), daß Keimbruchstücke, die aus der „animalen“ Region des Eies stammen, tagelang auf dem Stadium der Blastula stehen bleiben, ohne an Gesundheit einzubüßen. Ganz Entsprechendes berichtet GODLEWSKI (56) von den Bastarden, die er aus Echinideneiern mit Crinoidensperma gezüchtet hat. Wenn also manche dispermen Blastulae im Laufe einer Stunde oder innerhalb noch kürzerer Zeit vom Aussehen voller Gesundheit in einen hochgradig pathologischen Zustand übergehen, so muß in den Zellen ein spezifischer Anlaß zur Erkrankung gegeben sein, der nach unseren Feststellungen eben in nichts anderem als in der unrichtigen Kombination von Chromosomen liegen kann.

Trifft dies aber zu, so ist damit gesagt, daß die Leistungen der einzelnen Chromosomen nicht in der Weise voneinander unabhängig sind, daß, wenn eine bestimmte Chromosomenart fehlt, einfach diese Leistung wegfielen, alles andere aber normal bliebe; sondern es ist offenbar zur bloßen Gesundheit der Zelle ein Zusammenwirken verschiedener Chromosomen nötig, das man sich nach Analogie mit gewissen physiologischen Verhältnissen des Gesamtorganismus vielleicht so denken könnte, daß eine Chromosomenart einen bestimmten Stoff produziert, der, wenn nicht ein anderer gleichzeitig mit ihm gebildet wird, giftig wirkt. Die im Kapitel N konstatierte Tatsache, daß die Erscheinungen, unter denen die Kerne dispermer Keime erkranken, ziemlich variabel sind, stimmt mit dieser Anschauung gut überein.

Ich habe früher aus gewissen Beobachtungen an *Ascaris*-Eiern den Satz abgeleitet, daß der „Kern“ nicht als eine morphologische Einheit anzusehen ist, sondern gleichsam nur als das gemeinsame Haus, das sich die Chromosomen in der ruhenden Zelle bauen. Die Zelle könne ebensogut existieren, wenn jedes Chromosoma ein Kernbläschen für sich bilde und dauernd bewahre. Ob dieser Satz wirklich allgemein, ja nur in der Mehrzahl der Fälle gültig ist, möchte ich jetzt eher bezweifeln. Aber mag nun jene morphologische Aussage richtig sein oder nicht, jedenfalls müssen wir nach unseren Resultaten von einer physiologi-

schen Einheit der der Zelle zukommenden Chromosomen und also von einer im „Kern“ repräsentierten physiologischen Einheit reden.

Mit voller Deutlichkeit lehren die Versuche des weiteren, daß jede Zelle auf sich selbst gestellt ist, ihre „vita propria“ besitzt, daß nicht etwa das, was die eine Zelle liefern kann, anderen, die an diesem Teil Mangel leiden, zu gute kommt. Denn da jeder disperme Keim, als Ganzes betrachtet, alle Chromosomenarten im richtigen Mengenverhältnis besitzt, müßte er, wenn solche Beziehungen zwischen den einzelnen Zellen bestünden, unter allen Umständen zu normaler Entwicklung befähigt sein.

In diesem Zusammenhang sei hier nochmals der schon oben gestreiften Frage gedacht, ob es schädlich ist, wenn in einer Zelle die einzelnen Chromosomenarten in verschiedener Zahl vorkommen, also z. B. ein a auf drei b. Wir mußten diese Frage unentschieden lassen; doch wäre es denkbar, daß in Larven, deren Zellen zwar die normalen Funktionen erfüllen, aber in kümmerlicher Weise, dieses Moment eine Rolle spielt.

Unser Ergebnis, daß zur bloßen Lebensfähigkeit der Zelle eine Kombination bestimmter Chromosomenarten notwendig ist, läßt es auf den ersten Blick vielleicht sonderbar erscheinen, daß die Erkrankung nicht schon mit Beginn der Furchung einsetzt, sondern erst nach Erreichung des Blastulastadiums. Doch können wir für diese Tatsache eine Erklärung finden, die um so natürlicher erscheint, als sie auf einer Vorstellung ruht, welche schon vor langer Zeit durch Erfahrungen ganz anderer Art gewonnen worden ist. Vor 15 Jahren habe ich aus gewissen Bastardierungsergebnissen den Schluß gezogen (12, p. 468), daß die erste Entwicklung des Seeigeleies bis etwa zum Blastulastadium ausschließlich durch die Konstitution des Eiplasmas vorgezeichnet ist<sup>1)</sup>. Nicht, daß die Chromosomen während dieser Periode überhaupt fehlen dürften; wissen wir doch, daß sie wenigstens in einer Beziehung in sehr erheblichem Maße beteiligt sind, nämlich durch den Einfluß, den ihre Anwesenheit auf die Zelldurchschnürung ausübt. Aber für das celluläre Getriebe, in das sie später in so fundamentaler Weise einzugreifen haben, wären sie nach dieser Vorstellung zuerst ohne Bedeutung. Ähnlich wie das kernlose Stück eines Protozoon noch für einige Zeit einen Rest jener Stoffe besitzen kann, die der Kern beständig dem

1) Die Stelle ist oben (p. 226) zitiert.



Protoplasma liefern muß, wenn die Zelle am Leben bleiben soll, so wäre, nur in noch vollkommenerer Weise, ein solcher Vorrat von nuklearen Stoffen im Plasma des reifen Eies zu denken. Schon das ungeheure Mißverhältnis zwischen der winzigen Kernmenge und der riesigen Plasmamenge des zur Entwicklung schreitenden Eies und die so deutliche Tendenz, die richtige Proportion so rasch und so genau wie möglich herzustellen und zu bewahren, schon diese Tatsachen lassen ja darauf schließen, daß die Kerne während der ersten Entwicklung noch gar nicht in spezifischer Weise an den Leistungen der Zellen teilzunehmen haben. Sie sind noch nicht produktiv, sondern nur rezeptiv tätig. Erst wenn durch die in der Furchung stattfindende gewaltige Vermehrung des Chromatins schließlich in jeder Zelle die richtige Relation zwischen Kern und Plasma erreicht ist, erst dann beginnt sich das typische Wechselverhältnis herzustellen<sup>1)</sup>.

Diese Erwägung läßt es uns also sehr wohl verstehen, daß die Erkrankung in der Regel mit demjenigen Punkt der Entwicklung zusammenfällt, wo die Zellen, nachdem ihre Vorfahren ununterbrochen von Teilung zu Teilung geeilt waren, zum erstenmal eine längere Ruheperiode durchmachen<sup>2)</sup>. Ja, wir dürfen hinzufügen, daß wir kaum auf andere Weise einschen könnten, warum die Erkrankung gerade in der fertigen Blastula zum Ausbruch kommt. Denn welche speziellen „Anlagen“ sollten es denn sein, deren Fehlen im genannten Zeitpunkt eine über dem Äquator gelegene Blastulazelle krank machen könnte, da doch diese Zellen in dieser Periode gar nichts Positives zu leisten haben?

Wenn wir im Bisherigen die Arbeitsteilung der Chromosomen dahin charakterisiert haben, daß das Zusammenwirken verschiedener Chromosomenarten für die generellen, zum Bestehen jeder Zelle in gleicher Weise aufzubringenden Leistungen notwendig sei, so ist damit nicht ausgeschlossen, daß es einzelne Chromosomen geben könnte, deren Fehlen das Leben der Zellen nicht beeinträchtigen, sondern sie nur zur Ausübung einer bestimmten Leistung unfähig machen würde. Bei Besprechung der Larven mit Skelett- und Pigmentdefekt (p. 128) haben wir diese Frage schon diskutiert, mußten sie aber unentschieden lassen. Zu Gunsten der genannten Möglichkeit scheint mir die Erscheinung zu sprechen, daß sich bei

1) Diese Betrachtungen berühren sich eng mit den von R. HERTWIG über die Kernplasmarelation geäußerten Anschauungen, wie auch in gewisser Beziehung mit denjenigen C. RABLS (103).

2) Vergl. hierzu auch das auf p. 190 Gesagte.

manchen dispermen Larven, sowohl bei Dreiern wie Vierern, einzelne Drittel oder Viertel des Keimes in ihre Zellen auflösen, ohne daß diese Zellen die geringsten Anzeichen von Krankheit darböten. Hier muß wohl angenommen werden, daß es bestimmte Chromosomen gibt, welche für das Haften der Zellen aneinander nötig sind, sonst aber, wenigstens fürs erste, keine im Leben der einzelnen Zelle unersetzbare Bedeutung haben.

Mehr als das Gesagte wird sich aus den Versuchen kaum schließen lassen. Und wenn die gezogenen Schlüsse richtig sind, so läßt ihre Unbestimmtheit klar genug erkennen, wie verschwindend klein das Erreichte ist gegenüber den Aufgaben, die hier zu lösen wären. Weiteres Vordringen wird vor allem davon abhängen, ob sich Methoden finden lassen, durch welche abnorme Chromatinkombinationen in kontrollierbarer Weise herstellbar sind.

Es tritt hier noch die Frage auf, ob für eine Verschiedenwertigkeit der Chromosomen, die sich bei Echinodermen auf Grund ihrer unregelmäßigen Verteilung bei der Dispermie erschließen läßt, auch bei anderen Tieren Anzeichen experimenteller Art vorliegen. Mir ist nur eine einzige hierauf bezügliche Bemerkung bekannt, nämlich von O. HERTWIG (71) über mehrfach befruchtete Frosch-Eier. Leider ist diese Angabe, die nur nebenbei bei einer Erörterung über die Bedingungen der Entstehung von Doppelbildungen gemacht worden ist, sehr kurz gehalten. Es ist nicht gesagt, woran die Ueberfruchtung erkannt worden ist und in welcher Weise die erste Entwicklung verlaufen ist. Von großem Interesse aber ist, daß O. HERTWIG aus den fraglichen Eiern Embryonen gezüchtet hat, welche partiell normal und partiell pathologisch waren. Auch in den pathologischen Bezirken hat er Kerne und abgegrenzte Zellen nachweisen können; in der Hauptsache aber trugen diese Bezirke die deutlichen Anzeichen des Zerfalls zur Schau. In einigen Fällen hat O. HERTWIG gefunden, daß der entwicklungsfähige Rest des Keimes, der oft nur die Hälfte oder ein Drittel des Ganzen beträgt, sich zur Gastrula einstülpt und sogar eine Nervenplatte und Chorda entwickelt. So entstehen, wie er schreibt, Teilbildungen, die in mancher Beziehung mit denen übereinstimmen, die Roux durch vollständige oder partielle Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln hervorgerufen hat.

O. HERTWIG ist geneigt, diese partiell-pathologische Entwicklung so zu erklären, daß das Ei, das mehrere Spermien in sich aufnimmt, vorher schon geschädigt war. Je nach dem Grad dieser

Schädigung würde ein größerer oder geringerer Bereich des Keims pathologisch werden. Nach meinen Ergebnissen an dispermen Echiniden-Eiern wird diese Deutung kaum aufrecht zu erhalten sein; auch ist schwer einzusehen, wie eine Schädigung des Eies so streng lokalisiert sein sollte, daß jener scharfe Gegensatz normaler und pathologischer Bezirke entstehen kann. Erinnern wir uns, daß auch bei den dispermen Echinidenkeimen, bei denen ja eine vor der Befruchtung vorhandene Schädigung als ausgeschlossen gelten kann, sehr häufig einzelne Drittel oder Viertel zu normaler Entwicklung befähigt sind, andere nicht, so wird man es als sehr wahrscheinlich bezeichnen dürfen, daß der gleichen Erscheinung im Frosch-Ei die gleiche Ursache zu Grunde liegt wie dort.

Wie ich oben die Meinung zurückgewiesen habe, daß unser Ergebnis dadurch auf seine Richtigkeit geprüft werden könne, ob es mit gewissen heute üblichen Vorstellungen über Vererbung in Einklang stehe, so würde ich es auch umgekehrt für unzulässig halten, unsere Resultate zum Maßstabe für Vererbungstheorien zu machen. Je unabhängiger beide Gebiete gepflegt werden, um so ersprißlicher wird es sein. Etwas anderes aber ist es, wenn sich ganz ungesucht Beziehungen zwischen ihnen ergeben, wie dies bekanntlich anläßlich der Wiederentdeckung des MENDELSchen Gesetzes der Fall gewesen ist. CORRENS (35) hat neuerdings darauf aufmerksam gemacht, daß er der erste gewesen ist, der an Beziehungen zwischen der MENDELSchen Spaltungsregel und den Vorgängen bei der Chromatinreduktion gedacht hat (34). Dabei war ihm jedoch die Schwierigkeit nicht entgangen, die darin lag, daß damals alle Chromosomen eines Kernes als essentiell gleichwertig galten und also jedes Merkmal als in jedem Chromosoma vorhanden angenommen werden mußte. Unter dieser Annahme aber läßt sich die MENDELSche Regel nicht verstehen. Erst das Ergebnis MONTGOMERYS, daß die Chromosomen eines jeden Vorkerns morphologisch verschieden sind, daß jedem Chromosoma des einen Vorkerns ein ihm homologes im anderen gegenübersteht und daß zum Zwecke der Reduktion die homologen Elemente kopulieren, erst dieses Resultat und die ganz gleiche Annahme, zu der ich, damals mit MONTGOMERYS Arbeit noch unbekannt, durch meine Versuche geführt worden war, brachten, wie ich schon in meiner ersten Mitteilung (22) angedeutet habe, genau das, was die MENDELSchen Tatsachen forderten. Diese Beziehungen sind



ja seither so vielfach<sup>1)</sup> und eingehend dargestellt worden, daß ich hier nichts weiter darüber zu sagen brauche.

---

Im Vorstehenden haben wir nur dasjenige betrachtet, was sich aus den Dispermie-Versuchen hinsichtlich der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen ableiten läßt; die Versuche haben uns aber noch eine andere Erscheinung kennen gelehrt, die mit größter Wahrscheinlichkeit auf die Chromosomen zu beziehen ist, ohne jedoch mit unseren bisherigen Ergebnissen notwendig zusammenzuhängen. Es ist dies die Tatsache, daß gesunde disperme Plutei nicht selten einen mosaikartigen Charakter darbieten, als wären sie aus Stücken zusammengesetzt, die von verschiedenen Individuen genommen sind. Sowohl im Typus des Skeletts, als auch in den Skelett- und Pigmentdefekten kommt diese Erscheinung zum Ausdruck (Taf. IV und V). Die Zustände erinnern an jene merkwürdigen Pflöpfungen, von denen BORN, HARRISON u. a. so schöne Beispiele geliefert haben. Allein die Entstehung unserer Abnormität ist eine fundamental andere. Bei der Pflöpfung ist die Grenze, an der zwei ungleiche Organisations-typen aneinanderstoßen, eine wirkliche Grenzfläche zwischen vollständig verschiedenem, aus zwei Keimen entnommenem Material. Bei unseren Versuchen dagegen sind die einzelnen Larvenbezirke alle aus dem gleichen Eiprotoplasma entstanden, und ihre Verschiedenheit kann also nur darauf beruhen, daß etwas zum Eiplasma Gegensätzliches, das bei der normalen Entwicklung in identischer Weise auf alle Blastomeren übergeht, in unseren dispermen Keimen ungleich auf die ersten Furchungszellen verteilt wird.

Es ist oben (Kapitel H, Abschnitt V und VI) dargelegt worden, daß dieser Forderung kaum etwas anderes entsprechen kann, als die Chromosomen, und daß diese ihr genügen, gleichviel, ob die Anlagen, um die es sich dabei handelt, nur je an ein Chromosoma gebunden sind oder an alle. Hängt z. B. der Skeletttypus von einem Chromosoma eines jeden Vorkerns ab, ist also der Typus des Skeletts in der monospermen Larve als ein Kompromiß zwischen den Wirkungen zweier in allen Larventeilen vertretenen Chromosomen anzusehen, so ist ohne weiteres einleuchtend, daß die disperme Dreierlarve, welche in jedem Drittel eine andere

---

1) Vergl. SUTTON (122), DE VRIES (127), BOVERI (25, 26), HÄCKER (59), STRASBURGER (119), H. E. ZIEGLER (133), C. HEIDER (60).

Kombination von „Skelettchromosomen“ besitzt, in ihren einzelnen Bezirken ebenso verschiedene Skeletttypen darbieten kann, wie sonst zwei verschiedene Individuen. Wird aber der Skeletttypus durch die Kombination aller Chromosomen bestimmt, so ist ja auch diese Kombination in jedem Bezirk des dispermen Keimes eine andere, so daß sich auch daraus eine mosaikartige Zusammenfügung verschiedener Typen ergeben müßte.

So führen uns also diese Tatsachen abermals auf das Vererbungsproblem und speziell zu jener so viel umstrittenen Lehre, welche den Chromosomen eine einzigartige Rolle bei der Vererbung zuschreibt. Liest man die sich bekämpfenden Meinungen, die hierüber geäußert worden sind, so möchte man zunächst an unüberbrückbare Gegensätze denken. Sieht man aber genauer zu, so findet man, wie so oft, daß es mehr die Worte sind, um die gestritten wird, als die Sachen. Ich habe mich an zwei Stellen (23, 26) über den Begriff des „Vererbungsträgers“ ausgesprochen und kann mich daher hier auf eine kurze Bemerkung beschränken. Wenn unter der Vererbungsfrage die Frage verstanden wird, welche im Ei gegebenen Faktoren zusammenwirken müssen, damit ein neues Individuum von gleicher Art entsteht wie das elterliche, so ist es selbstverständlich, daß diese Faktoren jedenfalls zum einen Teil im Protoplasma liegen. Allein die Frage, um die es sich bei jener Diskussion über die Bedeutung der Chromosomen bei der Vererbung stets gehandelt hat, ist diese: wie ist es zu erklären, daß trotz des ungeheuren Uebergewichtes, welches das Ei im protoplasmatischen Anteil der Vererbungsfaktoren besitzt, das neue Individuum doch dem Vater ganz ebenso ähnlich sein kann wie der Mutter? Oder konkreter: warum ist, obgleich die Bedingungen zur Skelettbildung der Echinidenlarve sicher zum großen Teil im Eiplasma liegen, das fertige Pluteusskelett in seinem Typus ebenso stark vom Spermium beeinflussbar als vom Ei? Dieses Moment der spezifischen Uebereinstimmung mit den beiden Eltern ist es, das man im engeren Sinn als Vererbungsproblem bezeichnet hat, und nur in diesem Sinn geschieht es, wenn heutzutage eine vererbende Kraft dem Eiplasma abgesprochen und ausschließlich auf den Kern und speziell die Chromosomen beschränkt wird.

Was für diese Anschauung an allgemeinen Argumenten angeführt werden kann, ist oft genug dargelegt worden. Auch in dieser Frage aber kann nur das Experiment die Entscheidung bringen. Bisher sind zwei Wege zu solcher experimentellen Prüfung be-

schritten worden. Der eine ist die Bastardierung kernloser Eifragmente, der andere eröffnet sich in den eben besprochenen Eigenschaften dispermer Plutei.

Vor 18 Jahren hatte mich (10, 14) die Entwicklung von Bastardlarven, die nach ihrer Kerngröße aus kernlosen Eifragmenten stammen mußten, zu dem Resultat geführt, daß mit dem Eikern auch jeder Einfluß des Eies auf die Pluteusmerkmale beseitigt sei. Denn die in Rede stehenden Larven folgten rein dem väterlichen Typus, während die aus ganzen Eiern gezüchteten Bastardlarven ausnahmslos eine Mittelstellung einnahmen. Im Jahre 1896 habe ich gemeinsam mit MAC FARLAND (18) zwei Bastardlarven aus kernlosen Fragmenten isoliert gezüchtet, die eine von der Kombination  $\frac{\text{Strong. } \delta}{\text{Echinus } \varphi}$ , die andere von  $\frac{\text{Strong. } \delta}{\text{Sphaerech. } \varphi}$ .

Auch sie trugen rein väterliche Merkmale zur Schau. Diese Ergebnisse fügen sich also der Anschauung, daß der Kern allein die Speciesmerkmale des Pluteus bestimme, aufs beste ein. Allein den vollen Beweis für diesen Satz, den ich früher in diesen Resultaten erkennen zu dürfen glaubte, liefern sie nicht. Denn, wie sich seither gezeigt hat, können auch Bastardlarven aus ganzen Eiern und kernhaltigen Bruchstücken ganz nach dem väterlichen Typus gebildet sein.

Inzwischen ist es der Experimentierkunst J. LOEBS (86, 87) gelungen, Bastardierungen von Seeigeleiern mit Asteridensperma zu erzielen, und, ihm folgend, hat E. GODLEWSKI jun. (56) Bastardierungsversuche von Echiniden und Crinoiden angestellt, die für unser Problem von hoher Bedeutung sind.

GODLEWSKIS Hauptresultate sind folgende. Aus Ganzeiern von Echinus, die mit Antedonsamen befruchtet worden sind, gehen, wenn sie nicht vorher absterben, Plutei hervor, die mit den reinen Echinusplutei vollkommen übereinstimmen und keine Spur von Crinoidenmerkmalen aufweisen. Aus kernlosen Fragmenten von Echinuseiern, mit Antedonsamen befruchtet, hat GODLEWSKI trotz zahlreicher Versuche nur Larven jüngerer Stadien erhalten. Die vier bestentwickelten Keime starben auf dem Gastrulastadium vor der Skelettbildung ab. Auch an ihnen — sie sind nur im Leben beobachtet worden — hat GODLEWSKI ausschließlich mütterliche Charaktere gefunden.

Diese Ergebnisse sind von großem Interesse. Sie lehren zunächst, daß bei solch heterogener Kreuzung die Träger der väterlichen Eigenschaften, — mögen sie liegen, worin sie wollen —



den Eibestandteilen so fremd gegenüberstehen, daß sie in ihnen überhaupt nicht zur Geltung kommen können. GODLEWSKI hat verschiedene Argumente dafür beigebracht, daß die Antedon-Chromosomen die Entwicklung genau so mitmachen, wie die Echinus-Chromosomen. Wenn dies zutrifft, und wenn in ihnen die väterlichen Anlagen liegen, so wären die Resultate so zu deuten, daß diese aus einer anderen Klasse stammenden Chromosomen die spezifische Wirkung, welche die Chromosomen bei der Entwicklung auf das Plasma ausüben, nicht zu betätigen vermögen, daß sie dagegen die zu ihrem Wachstum nötigen Stoffe auch aus dem heterogenen Eiplasma entnehmen können. Und es wäre, nach GODLEWSKIS Messungen, weiterhin anzunehmen, daß die Antedon-Chromosomen wenigstens insofern diejenigen von Echinus vertreten können, als sie zur Herstellung der für die Kernplasmarelation maßgebenden Kernmenge ebenso beitragen wie jene. Die Antedon-Chromosomen würden also gewisse „generelle“<sup>1)</sup> Chromosomeneigenschaften auch in diesem fremden Eiplasma entfalten können, „spezielle“ dagegen nicht.

Dieser Satz scheint mir nun durch GODLEWSKIS Resultate an den kernlosen Fragmenten vollkommen bestätigt zu werden. Schon zur Furchung ist ja, wie ich gezeigt habe (15), Chromatin nötig, und diese Funktion vermögen, wie die Versuche GODLEWSKIS lehren, die Antedon-Chromosomen auch im Echinusplasma zu erfüllen. Wenn es richtig ist, daß die Aufgabe der Chromosomen hierbei nur darin besteht, die Sphären näher aneinander zu koppeln, als es ihrer Gleichgewichtslage entspricht<sup>2)</sup>, so hätte die Tatsache, daß auch ganz heterogene Chromosomen hierzu genügen, nichts Auffallendes; es wären nur allerallgemeinste Eigenschaften, die sie während dieser Periode zu entfalten haben.

Anders wird es, wenn das Stadium erreicht ist, auf dem die speziellen Chromosomeneigenschaften nötig werden. Und hier tritt uns nun die meines Erachtens höchst wichtige Tatsache entgegen, daß zwar die ganzen Eier, welche neben den Antedon-Chromosomen auch ihre eigenen besitzen, das Pluteusstadium erreichen können, die Fragmente aber, in denen nur Antedon-Chromosomen vorhanden sind, spätestens als Gastrulae absterben.

GODLEWSKI allerdings sieht die Sachlage anders an; er hofft, daß es bei noch ausgedehnteren Versuchen gelingen werde, auch

---

1) Vergl. hierzu 26, p. 101.

2) Vergl. M. BOVERI (4).

Keime dieser Zusammensetzung bis zu späteren Stadien aufzuziehen. Mir dagegen ist es viel wahrscheinlicher, daß sein Ergebnis nicht, wie er meint, ein unvollkommenes, sondern ein definitives ist; daß mit dem Gastrulastadium eben die äußerste Grenze erreicht ist, bis zu der Eiplasma eines Echiniden mit Chromosomen eines Crinoiden sich entwickeln kann.

Und damit kommen wir wieder zu der von mir schon mehrmals<sup>1)</sup> und auch oben wieder betonten Vorstellung, daß in der Entwicklung zwei in Bezug auf die Mitwirkung des Kerns essentiell verschiedene Perioden zu unterscheiden sind: eine erste, in der die Konstitution des Eiplasma maßgebend ist, während von den Chromosomen nur gewisse generelle Qualitäten wirksam sind; und eine zweite, in welcher die Chromosomen durch ihre spezifischen Eigenschaften zur Geltung kommen und in der der Keim, wenn diese Wirkung ausbleibt oder eine unrichtige ist, zu Grunde geht. Es sind ja zum Teil gerade die Tatsachen der dispermen Entwicklung, welche zu dieser Unterscheidung geführt haben. Und wenn uns die Befunde an den heterogen bastardierten kernlosen Eifragmenten nun zu der gleichen Annahme hindrängen, so ist es nicht uninteressant, zu sehen, daß zwischen diesen beiden Erscheinungen, so verschieden sie zunächst zu sein scheinen, doch eine gewisse Analogie besteht. In beiden Fällen haben wir es nach meiner Auffassung mit einem „unrichtigen“ Chromatinbestand zu tun: in dem einen insofern, als die Chromosomen, mit denen das Eiplasma zurecht kommen soll, von einer anderen Tierklasse stammen, beim anderen, als der Kern nicht alle zur physiologischen Einheit gehörigen Chromosomenarten enthält. In beiden Fällen reicht dieser unrichtige Chromatinbestand für die erste Entwicklung aus und beginnt dann zu versagen.

Wo liegt nun die Grenze zwischen diesen beiden Perioden? Ich habe dieselbe früher auf das Stadium der fertigen Blastula verlegt, einmal deshalb, weil an diesem Punkt gewöhnlich die Erkrankung der dispermen Keime einsetzt, und zweitens, weil ich in der Mesenchymbildung bereits väterliche Vererbungstendenzen als wirksam erkennen zu können glaubte.

GODLEWSKIS Resultate scheinen dieser Annahme zu widersprechen. Denn wenn auch weitaus die meisten seiner in Rede stehenden Objekte schon auf dem Blastulastadium abgestorben

---

1) Vergl. besonders 23, p. 354 ff.

sind, so hat er doch vier Gastrulae mit typischem Mesenchym von rein mütterlichem Habitus erhalten.

Es wird nicht unnütz sein, diesem Widerspruch etwas näher nachzugehen und zu diesem Behuf vor allem die Frage zu untersuchen, von welchem Zeitpunkte an sich väterlicher Einfluß in der Echinidenentwicklung bemerkbar macht. Bei Bastardierungen

*Echinus* ♂  
*Sphaerechinus* ♀ habe ich (23), im Gegensatz zu DRIESCH (40), der die Mesenchymzellenzahl solcher Bastarde rein mütterlich gefunden hatte, in zwei Versuchen eine deutliche Annäherung an die väterliche Zahl konstatieren können. Dies eben war der Befund, der mich bestimmte, vom Stadium der Mesenchymbildung an die Entfaltung väterlicher Merkmale zu datieren. Inzwischen bin ich jedoch von dieser Meinung abgekommen. Zwar an den Tatsachen ist nicht zu rütteln. Eine andere Frage aber ist die, ob wir in ihnen eine Wirkung väterlicher Vererbungstendenzen zu erblicken haben. Nach der Deutung, die ich im vorigen Heft dieser Studien (p. 69 ff.) gegeben habe, ist nämlich die Erhöhung der Mesenchymzellenzahl nach der väterlichen Seite hin einfach eine Wirkung der väterlichen Chromatinmenge, nicht aber einer besonderen Qualität des Spermiums. Die Zellenzahl folgt einfach den Gesetzen der Kernplasmarelation. Und so richtig also auch im allgemeinen der Satz K. PETERS (101) ist, daß sich der Einfluß, den die Eltern auf die Konstitution des Kindes ausüben, am sichersten an einem zahlenmäßig ausdrückbaren Merkmal studieren lasse, so trifft dieser Satz doch gerade für die Mesenchymzellen, deren Zahl so erheblich durch die bloße Menge von Kern und Plasma beeinflusst wird, nicht zu, wenigstens nicht ohne ganz besondere Einschränkungen. PETER hat nun selbst die Frage in einer möglichst einwandfreien Weise geprüft. Er hat nämlich den Einfluß des Spermiums auf die Zahl der Mesenchymzellen nicht bei Bastardierungen, sondern innerhalb der Species *Echinus* untersucht, indem er von den Eiern zweier Weibchen M und N je einen Teil mit Sperma eines Männchens A, den anderen Teil mit Sperma eines Männchens B befruchtete. Daß dieses Verfahren für unser Problem verwendbar ist, rührt daher, daß die Mesenchymzellenzahl von einer Zucht zur anderen nicht unerheblich verschieden sein kann, innerhalb jeder einzelnen Zucht aber nicht in hohem Grade variiert<sup>1)</sup>. Bei diesen Versuchen hat PETER ge-

1) Schon vorher hatte ich (23) für die Pigmentverhältnisse der Echinidenlarven gezeigt, daß sich die Frage nach dem Einfluß der



funden, daß die Zahl der primären Mesenchymzellen vom Spermium ganz unabhängig ist. So wenig dadurch mein Resultat, daß die Samenzelle auf diese Zahl unter Umständen einen wesentlichen Einfluß ausübt, berührt wird, so bekräftigt der Befund PETERS doch die oben geäußerte Annahme, daß, soweit die Zahl der Mesenchymzellen durch eine Qualität bestimmt wird, diese Qualität im Eiplasma zu suchen ist, und daß der Einfluß des Spermiums in meinen Bastardierungen eben nur auf Veränderung einer Quantität beruht, wie wir einen solchen Einfluß auch dadurch ausüben können, daß wir in einem Ei die Kernmenge künstlich erhöhen oder die Protoplasmanmenge künstlich vermindern.

Wenn sonach in der Mesenchymbildung ein spezifischer väterlicher Einfluß noch fehlt, so wäre nach meinen Befunden (23, p. 346) das Stadium, wo er zuerst sichtbar wird oder wenigstens sichtbar werden kann, dasjenige der fertigen Gastrula mit beginnender Skelettanlage. Und dies ist eben gerade das Stadium, welches die GODLEWSKISCHEN Larven nicht mehr erreicht haben. Diese Ergebnisse stimmen also gut genug zusammen. Wir können von unserem Standpunkte aus sagen: von dem Stadium an, wo die Chromosomen eine spezifische Wirkung in der Entwicklung zu entfalten haben, was sich, bei genügender Harmonie zwischen ihnen und dem Plasma, darin ausprägt, daß der bisher sich rein mütterlich präsentierende Keim anfängt, väterliche Merkmale aufzuweisen, von diesem Punkt an beginnen die dem Plasma allzu fremd gegenüberstehenden Chromosomen zu versagen, und wenn sie allein vorhanden sind, muß die Entwicklung stillstehen.

Nun aber fragt es sich: wie stimmen dazu die Tatsachen der dispermen Entwicklung? Wenn auch manche dispermen Keime erst auf dem Gastrulastadium krank werden, so ist doch der gewöhnliche Zeitpunkt der Erkrankung das Stadium der Blastula vor oder während oder nach der Mesenchymbildung, also ein wesentlich jüngeres Stadium als dasjenige, welches die vier GODLEWSKISCHEN Larven erreicht hatten, bei denen der Urdarm die Wendung nach der einen Seite erkennen ließ und das Mesenchym bereits zu zwei Gruppen angeordnet war. Man könnte für beide Gebiete an individuelle Unterschiede denken derart, daß in der Regel der

---

Samenzelle auf die Larvenmerkmale innerhalb einer und derselben Species prüfen läßt.

unrichtige Chromatinbestand schon auf dem Blastulastadium der Entwicklung ein Ende setzt, in besonders günstig organisierten Eiern aber erst nach erfolgter Gastrulation. Es lassen sich aber gewisse Umstände anführen, nach denen es begreiflich erscheinen könnte, daß die merogonischen Objekte GODLEWSKIS sich etwas weiter entwickeln als die mit abnormer Chromatinkombination belasteten dispermen Keime. Die unrichtig zusammengesetzten Kerne dispermer Larven erkranken, sobald die Periode ihrer spezifischen Tätigkeit beginnt, aus Ursachen, die in ihnen selbst liegen, und reißen damit auch das Plasma mit ins Verderben, mag dieses auch vielleicht an sich die Fähigkeit besitzen, die Entwicklung noch etwas weiterzuführen. Der Crinoidenkern im Echinidenplasma dagegen ist ein, wenn auch nicht auf dieses Plasma berechneter, so doch vollständiger und gesunder Kern. Und es ist durchaus nicht undenkbar, daß der Gastrulationsprozeß, wenn er eben überhaupt schon von einer spezifischen Chromatintätigkeit abhängig ist, auch im Echinidenplasma durch den Crinoidenkern in Szene gesetzt werden kann. Denn gastrulieren tut ja die Antedonblastula auch; und abgesehen davon, daß sie ihr Mesenchym erst nach der Gastrulation bildet, ist der Vorgang der Einstülpung von dem in einem Echinidenkeim nicht wesentlich verschieden. Ja, ich kann bei aller Hochschätzung, die ich den Angaben GODLEWSKIS gegenüber hege, nicht leugnen, daß mir seine Betonung des rein mütterlichen Charakters seiner vier merogonischen Gastrulae nicht so sehr gewichtig erscheint. Ich will dabei von dem Umstand absehen, daß diese Larven nur lebend, also jedenfalls nur bei schwächerer Vergrößerung und vermutlich, während sie sich bewegten, beobachtet worden sind. Aber wodurch soll sich denn eine Echinusgastrula von einer Antedongastrula so sehr charakteristisch unterscheiden? Wenn ich die Fig. 39 bei SEELIGER (113) betrachte und damit die Bruchstückgastrulae vergleiche, die ich aus Echinideneiern gezüchtet habe, so ist, mit Ausnahme der Mesenchymanordnung, der Unterschied sehr gering, denn auch die Wendung des Darmendes nach der einen Seite, die GODLEWSKI besonders hervorhebt, ist in der Antedongastrula zu erkennen.

Und so ist mein Schluß der folgende. Entweder: die Gastrulation ist von spezifischer Chromosomenwirkung unabhängig und kann daher auch mit einem sehr fremdartigen Kern noch vollzogen werden. In den meisten dispermen Keimen kommt sie deshalb nicht zu stande, weil die Zellen schon vorher wegen der Erkrankung ihres Kerns selbst krank geworden sind. Oder: zur Gastrulation

ist bereits eine spezifische Chromatintätigkeit nötig. Dann sind die Antedon-Chromosomen im stande, diese ihnen im eigenen Plasma vertraute Funktion auch im Echinidenplasma auszuüben. Für die Tatsache aber, daß die meisten dispermen Keime nicht gastrulieren, könnte außer dem vorhin angeführten Moment noch das weitere bestimmend sein, daß der unrichtig kombinierte Kern die zur Gastrulation nötige spezifische Leistung nicht aufzubringen vermag.

Fasse ich das Ergebnis aller dieser Ueberlegungen zusammen, so stellt sich mir die Rolle der Chromosomen und ihr Verhältnis zum Plasma während der ersten Entwicklung folgendermaßen dar. Ich halte nach wie vor an der Anschauung fest, daß die Mischung der elterlichen Qualitäten im Kind, wie sie uns am klarsten in den Bastarden entgegentritt, eine Funktion der Chromosomen von Ei- und Spermakern ist. Obgleich schon im Ei diese spezifischen Vererbungsträger vereinigt sind, wird dadurch doch nicht das Ei schon zu einem Bastard. Das heißt: das Ei zeigt auch nach der Befruchtung lediglich Charaktere der Mutter und keine Spur von den Eigenschaften der Eier jener Species, von der das eingedrungene Spermium stammt. Wir wundern uns darüber nicht; denn damit ein richtiges Bastardei entstehen könnte, dazu wäre, wenn es als überhaupt möglich betrachtet werden darf, ein gewaltiger Stoffwechsel im ganzen Plasma nötig, und hierfür ist einmal die Zeit, während deren das befruchtete Ei besteht, viel zu kurz und zweitens der Kern im Vergleich zum Plasma viel zu klein. Das befruchtete Ei ist eine exzeptionelle Zelle, in der das typische Wechselverhältnis zwischen Kern und Plasma niemals zu stande kommt. Was hier für das Ei behauptet worden ist, gilt ebenso für die ganze Furchung bis zu dem nicht genau fixierbaren Stadium, wo in den klein gewordenen Zellen das richtige Mengenverhältnis des Plasmas zum Kern erreicht und damit längere Pausen zwischen den Teilungen eingetreten sind.

Die bis hierher sich erstreckende erste Entwicklungsperiode wird in ihrer Spezifität bestimmt durch die Konstitution des Eiplasmas. Dieser Satz wird ja nicht nur dadurch höchst wahrscheinlich gemacht, daß sich nach den Beobachtungen von mir, DRIESCH, GODLEWSKI und PETER alle Merkmale dieser ersten Periode als rein mütterlich darstellen, sondern er darf bis zu einem gewissen Grad als sicher bewiesen gelten, dadurch nämlich, daß sich im Plasma des unbefruchteten Eies gewisse Primitivorgane in mehr oder weniger spezialisierter Weise vorbereitet



finden, worüber eine Reihe von Arbeiten neueren Datums sehr wertvolle und merkwürdige Aufschlüsse gebracht haben<sup>1)</sup>.

Daß der Vorzug, der damit scheinbar dem mütterlichen Teil eingeräumt ist, in der schließlichen Gestaltung des neuen Individuums, ja bei Echiniden schon im Pluteus, völlig überwunden wird, dies begreifen wir, wenn wir bedenken, daß in den Grenzen, innerhalb deren Kreuzung möglich ist, die Grundzüge der Entwicklung die nämlichen sind und daß vor allem die erste Entwicklung gleichsam eine so primitive und vielfach zu überarbeitende Skizze darstellt, daß es für die feinere Ausgestaltung gleichgültig ist, ob in ihr schon die Vererbungstendenzen beider Eltern zur Geltung kommen oder nicht.

Wenn in dem Gesagten den Chromosomen jeder Einfluß auf die Spezifität der ersten Entwicklung abgesprochen wird, so werden sie damit nicht als entbehrlich für diese Periode bezeichnet. Aber sie wirken nur durch ihre generellen, noch nicht durch ihre spezifischen Eigenschaften.

Von dem Zeitpunkt an, wo diese letzteren Qualitäten in Tätigkeit treten, datieren wir die zweite Periode der Entwicklung. Es ist jedoch ohne weiteres klar, daß rein mütterliche, d. h. durch das Eiplasma bedingte Merkmale auch in diese zweite Periode hinüberreichen können, wofür der Dottersack das beste Beispiel liefert.

Auf Grund der entwickelten Vorstellungen seien nun die bisher bekannten Fälle, welche bei prinzipieller Gleichheit des Plasmas in ihrem Chromatinbestand voneinander verschieden sind, zusammengestellt und hinsichtlich der Entfaltung elterlicher Merkmale verglichen<sup>2)</sup>.

1) Im normal befruchteten Ei treten nach Ablauf der ersten Entwicklungsperiode die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in ganz gleicher Weise mit dem Eiplasma in Be-

1) Es ist vor allem auf die Arbeiten CRAMPTONS, FISCHELS, CONKLINS, WILSONS und seiner Schüler hinzuweisen. Für die Echiniden habe ich selbst hierher gehörige Daten geliefert.

2) Die im folgenden aufzuzählenden Fälle, alle auf Echiniden sich beziehend, sind dem Plasma nach insofern verschieden, als es sich bei den einen um ganze Eier, bei den anderen um Eifragmente handelt. Da jedoch das genügend große Eifragment alle Entwicklungsqualitäten ebenso enthält wie das ganze Ei, kann dieser Unterschied vernachlässigt werden. Ich komme auf diesen Punkt übrigens unten noch zurück.

ziehung und beeinflussen vermöge der von ihnen ausgehenden formativen Wirkungen die weiteren Gestaltungsprozesse so, daß im allgemeinen eine Mischung der elterlichen Qualitäten zur Erscheinung kommt<sup>1)</sup>. Da in jeder Zelle die Chromosomen der beiden Eltern in gleicher Kombination vorhanden sind, kommt der Mischtypus überall und speziell da, wo wir es am sichersten vergleichen können, in den symmetrischen Körperteilen, in identischer Weise zum Ausdruck.

2) Im kernlosen Ei (Eifragment), das mit einem Spermium der gleichen oder einer nicht zu weit entfernten Art befruchtet worden ist, sind die Verhältnisse prinzipiell die gleichen. Die Abkömmlinge des Spermakerns enthalten alle Chromatinqualitäten, aber eben nur väterliche; und demgemäß haben sich alle bisher gezüchteten merogonischen Bastardplutei als rein vom väterlichen Typus erwiesen (10, 14, 18).

3) Im kernhaltigen Ei, das mit einem Spermium einer sehr entfernten Tierform befruchtet worden ist, sind nur die Abkömmlinge der Eikern-Chromosomen im stande, einen Einfluß auf die Gestaltung des Embryo auszuüben. Die Abkömmlinge der Spermakern-Chromosomen beteiligen sich an den spezifischen Kerneleistungen der zweiten Periode nicht. Die entstehenden Plutei sind demgemäß von rein mütterlichem Typus (GODLEWSKI). Die beträchtliche Sterblichkeit dieser Objekte auf jüngeren Stadien rührt vielleicht von einer schädigenden Wirkung der väterlichen Chromosomen her.

4) Das kernlose Ei (Eifragment), mit einem Spermium einer sehr fernstehenden Form befruchtet, vermag sich nur so weit zu entwickeln, als lediglich generelle Chromosomen-Eigenschaften erforderlich sind, also bis zum Ende der ersten Entwicklungsperiode. Die äußerste Grenze dieser Periode, welche aber nur höchst selten erreicht wird, wäre für Echiniden, nach den Befunden GODLEWSKIS, das Gastrulastadium vor der Skelettbildung. Es ist dies dasjenige Stadium, bis zu dem vielleicht alle Larven rein mütterliche Charaktere aufweisen, und so haben sich auch die in Rede stehenden Objekte — kernlose Echinus-Eifragmente mit Antedon-Sperma — nach den freilich gerade hier etwas unsicheren Beobachtungen GODLEWSKIS als rein mütterlich

---

1) Von Einzelheiten, speziell von einer Betrachtung derjenigen Charaktere, die sich im Bastard nicht mischen, kann hier abgesehen werden.

erwiesen. Immerhin erscheint ein Einfluß der Antedon-Chromosomen bei der Gastrulation nicht völlig ausgeschlossen.

5) Im kernhaltigen Ei, das durch zwei Spermien befruchtet worden ist, haben wir zwei Erscheinungen scharf auseinanderzuhalten. Während in den bisher betrachteten Kategorien die Kerne an sich völlig normal sind, haben wir es in den meisten dispermen Keimen mit Kernen zu tun, deren Chromatinbestand abnorm zusammengesetzt ist. In dispermen Keimen dieser Art erkrankt der Kern gewöhnlich gegen Ende der ersten Periode, d. i. in der fertigen Blastula oder beginnenden Gastrula, in seltenen Fällen nach vollzogener Gastrulation.

Unter gewissen Umständen aber, wie sie am klarsten im Doppelspindeltypus und im Amphiaster-Monastertypus zu übersehen sind, erhalten die Zellen dispermer Keime normal zusammengesetzte Kerne und entwickeln sich dann bis zum Pluteusstadium. Von dem Chromatinbestand aller bisher betrachteten Fälle unterscheidet sich der ihrige dadurch, daß in den einzelnen Bereichen verschiedene Kombinationen väterlicher und mütterlicher Chromosomen enthalten sind. Demgemäß zeigen die gesunden dispermen Plutei häufig in verschiedenen Bezirken verschiedenen Typus und sind speziell sehr asymmetrisch entwickelt.

6) Ein Fall endlich, der mit den letztbesprochenen Fällen von Dispermie nahe verwandt ist, ist derjenige, wo in einem normal-befruchteten Ei bei der ersten Teilung der ganze Spermakern in die eine Blastomere gerät (7, 27). Hier haben wir in der einen Larvenhälfte nur mütterliche, in der anderen mütterliche und väterliche Vererbungstendenzen gemischt zu erwarten. Leider ist von solchen Objekten bisher nur eine, überdies nicht völlig gesunde Gastrula mit Skelettanlage gezüchtet worden, welche jedoch insofern unseren Postulaten entspricht, als sie deutlich asymmetrisch ist.

Schon früher habe ich auf die merkwürdige Parallele hingewiesen, die zwischen den sub 5 und 6 angeführten Fällen und gewissen anderen abnormen Bildungen besteht, die gleichfalls, trotzdem sie aus einem Ei stammen, ein Mosaik darstellen, als wären sie aus Stücken verschiedener Individuen zusammengesetzt, ich meine die gynandromorphen Insekten. Es scheint mir kein Zweifel möglich, daß diese Abnormitäten mit den dispermen Mosaikbildungen in prinzipieller Weise übereinstimmen müssen. Denn es ist kaum denkbar, daß das Eiplasma, das sich in seiner ganzen Aus- und Umbildung als etwas so Einheitliches erweist,



genau bis zu einer bestimmten Grenze „männliche“, von da an „weibliche“ Qualität enthalten könnte. Vielmehr fordern diese Fälle einen Bestandteil, der sich nachträglich in diesem Plasma verteilt und der, normalerweise überall in identischer Beschaffenheit sich verteilend, hier in bestimmter Weise ungleich verteilt wird. Werden wir dadurch schon auf die Kerne hingewiesen, so spricht die Tatsache, daß diese gynandromorphen Individuen gerade bei Insekten vorkommen, noch ganz besonders für eine Unregelmäßigkeit bei der Kernverteilung. Denn verschiedene Tatsachen machen es ja äußerst wahrscheinlich, daß die Entscheidung, ob sich das Insekt zu einem Weibchen oder Männchen entwickelt, durch die Zusammensetzung der Kernsubstanz getroffen wird. So habe ich schon vor langer Zeit (8), anknüpfend an die Verhältnisse bei den Bienen, die Gynandromorphie so gedeutet, daß bei der ersten Kernteilung der ganze Spermakern auf die eine Seite geführt wird, wie in dem oben sub 6 angeführten, bei Seeigeln beobachteten Fall. Doch wäre es nach den neuen Erfahrungen über die Chromatinverhältnisse der Insekten auch denkbar, daß schon die Verschleppung eines einzigen Chromosoms zur Entstehung eines gynandromorphen Individuums führen könnte. MORGAN (99) hat noch eine dritte Möglichkeit namhaft gemacht, daß nämlich disperme Eier des Doppelspindeltypus sich zu Gynandromorphen entwickeln könnten, wonach die Uebereinstimmung mit unseren Echiniden-Mosaikbildungen noch größer wäre. Welche von diesen Annahmen nun auch den Vorzug verdienen mag — könnten ja sogar alle drei richtig sein — sie rechnen alle mit solchen abnormen Vorkommnissen bei der Chromatinverteilung, wie sie bei anderen Organismen als wirklich vorkommend nachgewiesen sind, so daß die gegebene Deutung auch in dieser Hinsicht mit den Tatsachen aufs beste in Einklang steht.

Als Ergänzung zu dieser Betrachtung möchte ich eine, allerdings noch weiterer Ausdehnung bedürftige Beobachtung mitteilen, welche noch von einer anderen Seite her auf die Kerne als auf dasjenige hinweist, das den spezifischen Charakter des Individuums bestimmt. Wir wissen für viele Eier und müssen es wohl für alle annehmen, daß ihr Plasma aus Zonen von verschiedener Beschaffenheit besteht. Bei einem bilateralsymmetrischen Organismus gehen diese Zonen normalerweise so auf die beiden Körperhälften über, daß jede Hälfte von allen Zonen den gleichen Anteil erhält. Man könnte nun daran denken, daß dann, wenn durch eine nicht näher zu bezeichnende Abnormität die Eizonen so auf die beiden Körper-

hälften verteilt worden sind, daß sich die eine Hälfte mehr aus animalen, die andere mehr aus vegetativen Zonen entwickeln muß, dadurch zwar die Fähigkeit, zu einer „normalen“ Hälfte zu werden, beiden nicht genommen wäre, daß aber die verschiedene Plasmabeschaffenheit die Ursache sein könnte zur Ausbildung eines in beiden Körperhälften verschiedenen Typus, also von Mosaikbildungen der uns hier beschäftigenden Art.

Um diese Frage zu prüfen, stellte ich folgenden Versuch an. Seeigeleier wurden vor der Befruchtung durch Schütteln wurstförmig gemacht. Erfolgt diese Deformierung schief zur Achse und stellt sich, wie dies hierbei vorkommt (19), die Spindel annähernd in die längste Dimension des Plasmakörpers, so wird das Ei durch die erste Furche in zwei Zellen zerlegt, die in der Kernsubstanz identisch, in ihrem Plasma verschieden sind. Wäre das Verhältnis der ersten Furche zur bilateralen Symmetrie ein so festes, daß diese Furche unter allen Umständen die Medianebene bestimmen würde, wäre also, mit anderen Worten, die eine unserer beiden plasmatisch verschiedenen Blastomeren für die rechte, die andere für die linke Körperhälfte unabänderlich bestimmt, so würden wir in solchen Objekten ohne weiteres einen Prüfstein dafür haben, inwieweit eine Plasmaverschiedenheit der charakterisierten Art auf den Larventypus von Einfluß ist. Da jedoch bei deformierten Eiern die für die kugeligen Eier nachgewiesene Beziehung zwischen erster Furche und Medianebene nicht gilt, vielmehr das wurstförmig deformierte Ei die ihm damit aufgeprägte künstliche Symmetrie zur Larvensymmetrie werden läßt, müssen wir dem ersten Eingriff noch einen zweiten folgen lassen: wir müssen die beiden plasmatisch ungleichen Blastomeren voneinander lösen. Die beiden aus ihnen entstehenden ganzen Larven stellen dann Vergleichsobjekte der geforderten Art dar. Isolierte  $\frac{1}{2}$ -Blastomeren aus deformierten Eiern sind nun leider deshalb schwer zu erhalten, weil man, um sie voneinander zu lösen, die Dotterhaut entfernen muß. Tut man dies kurz nach der Befruchtung, wo es ja sehr leicht ausführbar ist, so geht die Deformierung in der Regel lange vor Eintritt der ersten Teilung zurück und mit ihr auch ihr Einfluß auf die Spindelstellung. Läßt man dagegen dem Ei die Dotterhaut bis nach Ausbildung der Spindel, so ist sie sehr schwer zu entfernen. Dies ist der Grund, warum mir trotz mehrfacher Versuche nur zwei solche Objekte gelungen sind. Sie stammen beide von *Echinus* (Versuch vom 7. Februar 1902). Wie das Ei deformiert worden war, das läßt sich bei *Echinus* bekannt-

lich nicht direkt feststellen, sondern kann nur durch die Spindelstellung, durch den Verlauf der Plasmadurchschnürung, durch die Kernstellung in den primären Blastomeren und durch deren weitere Furchung annähernd bestimmt werden. Jedes der beiden Objekte, bei denen auf solche Weise ungleiche Plasmaverteilung nachgewiesen worden war, lieferte nun zwei  $\frac{1}{2}$ -Plutei, die unter sich sehr ähnlich, von denen des anderen Paares recht verschieden sind. Die beiden Paare sind in Fig. LXXII und LXXIII wiedergegeben; die Abbildungen machen eine Beschreibung überflüssig.

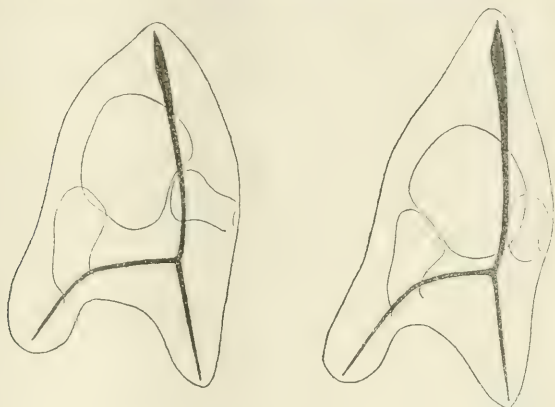


Fig. LXXII.

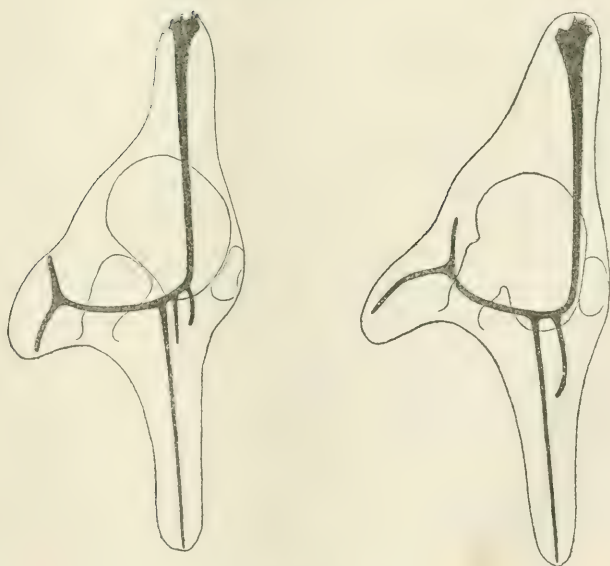


Fig. LXXIII.



Sollten weitere Versuche diese Erfahrung bestätigen, so wäre damit gezeigt, daß die im Ei gegebenen plasmatischen Ungleichheiten auf die spezifische Gestaltung des neuen Individuums ohne Einfluß sind. Natürlich ist die Frage, die damit aufgeworfen wird, eine ganz andere, als diejenige, deren Lösung ich durch Bastardierung kernloser Fragmente angestrebt habe, wo sich das Plasma verschiedener Eier unter dem Einfluß gleicher Kerne entwickelt. Dagegen würde unser Ergebnis mit der von DRIESCH (45) gemachten Erfahrung in Zusammenhang stehen, daß die Zahl der primären Mesenchymzellen in Partialkeimen nicht davon abhängig ist, ob und wieviel das Bruchstück von der normalen Mesenchymbildungszone besessen hat, sondern daß sie, von gewissen Ausnahmen abgesehen, einfach der Größe des Bruchstücks proportioniert ist.

Die Forschungen über die Struktur des Eiplasmas und über die Bedeutung dieser Struktur für den Mechanismus der Embryonalentwicklung haben zu oft wiederholtem Widerspruch gegen die Lehre von der Isotropie des Eiplasmas geführt, wie sie von PFLÜGER und vor allem von O. HERTWIG vertreten worden ist. In der Tat ist nichts gewisser, als daß das Protoplasma des Eies nicht isotrop — im strengen Sinn dieses Wortes — ist. Und doch enthüllt sich in den zuletzt betrachteten Tatsachen eine Art von Isotropie, indem aus verschiedenen Eiregionen, sofern sie überhaupt im stande sind, das Ganze zu bilden, dieses Ganze in den nämlichen Proportionen entsteht; nicht allein, wie DRIESCH gezeigt hat, in Bezug auf die generellen Qualitäten, sondern nach den oben mitgeteilten Befunden, bei Anwesenheit identischer Kerne, auch hinsichtlich des individuellen Typus.

Wenn wir diesem Befund den anderen gegenüberstellen, daß im gesunden dispermen Keim in Eibereichen, welche genau die gleichen Plasmazonen enthalten, verschiedener Larventypus auftreten kann, so muß dieses Ergebnis aufs neue den Schluß bekräftigen, daß der Mosaikcharakter dispermer Plutei den in den einzelnen Bezirken nachweislich verschieden konstituierten Kernen zur Last zu legen ist.

Nach all dem Gesagten dürfen wir, wie ich glaube, die Anschauung, daß die Uebertragung der spezifischen Merkmale von den Eltern auf das Kind durch die Chromosomen von Ei- und Spermakern geschieht, als eine Theorie bezeichnen, die eine Reihe gewichtiger Tatsachen für sich und bis jetzt keine einzige gegen sich hat.

## R. Zur Theorie der Befruchtung.

Was unter Befruchtung zu verstehen sei, darüber gehen heutzutage die Meinungen weit auseinander. Angesichts mancher Äußerungen aus letzter Zeit erscheint zunächst ein kurzer Rückblick auf die neuere Geschichte dieses Terminus nicht unangebracht. Als im Jahre 1884 O. HERTWIG (70) die Befruchtungsfrage zum Gegenstand seiner bekannten theoretischen Erörterung machte, unterschied er scharf zwischen zwei Problemen, nämlich dem Befruchtungsproblem, worunter er, gemäß allgemeinem Usus, die Frage verstand: wodurch wird das Ei zur Entwicklung angeregt, und dem Vererbungsproblem, der Frage, an welche Teile der sich vereinigenden Geschlechtszellen die Uebertragung der elterlichen Eigenschaften gebunden ist. An diese Begriffsbestimmungen habe auch ich mich gehalten. In der Beurteilung aber, was das Befruchtende sei, wich ich von O. HERTWIG ab. Nach diesem Forscher sollte sowohl die Befruchtung wie die Vererbung an die Kernsubstanz geknüpft sein. Demgegenüber vertrat ich (6, 12) die Anschauung, daß die Vereinigung der Kerne für die Befruchtung, d. h. für die Herstellung der Entwicklungsfähigkeit, ohne Bedeutung sei, daß vielmehr — im tierischen Ei — durch die Vereinigung des Eiprotoplasmas mit dem Spermacentrosoma bei Anwesenheit eines der beiden Vorkerne alle Bedingungen zur Entwicklung erfüllt seien. Als das spezifische Vererbungssubstrat dagegen betrachtete ich mit STRASBURGER, O. und R. HERTWIG, WEISMANN und KÖLLIKER die Chromosomen von Ei- und Spermakern. Ihre Vereinigung und damit die „Amphimixis“ erschien mir als der Zweck der Befruchtung. Die Befruchtungsbedürftigkeit aber sah ich als eine Hemmung an, die notwendig vorhanden sein muß, wenn zwei Zellen, um gemeinsam einem neuen Organismus Entstehung zu geben, auf ihre Vereinigung angewiesen sein sollen.

Von diesem Standpunkt aus bezeichnete ich 1892 (12) die Befruchtungsfrage als eine Frage von untergeordnetem Interesse. Nicht nur die Betrachtung der gegenseitigen Spezialisierung der Sexualzellen bei den Metazoen mußte zu dieser Auffassung führen, sondern noch mehr die genauere Kenntnis der Konjugationsvorgänge der Protozoen, vor allem derjenigen der Ciliaten, deren Aufklärung wir den Forschungen von MAUPAS und R. HERTWIG verdanken. Man erfuhr dadurch, daß die Einrichtungen, die der Individuenmischung dienen, nicht überall von gleicher Art sind,

und es zeigte sich, daß der Begriff der Befruchtung auf diese primitiven Zustände nicht ohne Zwang anwendbar ist. Die Konsequenz, die aus diesem Sachverhalt zu ziehen war, schien mir die zu sein, daß das Wort Befruchtung bei den Protozoen überhaupt zu vermeiden sei. Man hatte hier längst die vorzügliche und allen Bedürfnissen genügende Bezeichnung „Konjugation“. Wozu sie verdrängen durch einen Ausdruck, der viel spezialisierteren Verhältnissen entnommen ist und überdies durch seinen Gebrauch in der gewöhnlichen Sprache bereits etwas Verschwommenes angenommen hatte? Viel eher hätte ich es für angezeigt gehalten, von dem Terminus Konjugation aus die Nomenklatur der sexuellen Mischung bei den höheren Organismen zu reformieren. Einstweilen wandte ich das Wort Befruchtung in dem alten Sinn dort an, wo es ein Befruchtungsproblem in diesem alten Sinn gibt.

Während nun heute eine Reihe von Autoren, vor allem Physiologen, an diesem ursprünglichen Gebrauch festhalten, finden wir das Wort von den meisten Zoologen in anderem Sinn verwendet<sup>1)</sup>. Zwei Motive dürften hierfür maßgebend gewesen sein. Erstens hatte sich der Satz O. HERTWIGS: Befruchtung ist die Vereinigung zweier Zellkerne, so fest in den Vorstellungskreis der Biologie eingeprägt, daß, als sich zeigte, daß die Befruchtung in O. HERTWIGS Sinn eben gerade nichts mit der Vereinigung der Kerne zu tun hat, man lieber das Wort Befruchtung von seiner alten Bedeutung als von der Kernverschmelzung wegnahm. Der zweite Punkt aber war wohl der, daß man den Ausdruck Befruchtung auch bei Protozoen angewandt hatte, um, als man an seine ursprüngliche Bedeutung dachte, zu erkennen, daß er hier nicht, wenigstens in den meisten Fällen nicht paßt. Und wieder änderte man lieber die Bedeutung des Wortes, als es da, wo es nicht brauchbar war, aufzugeben.

So liest man heute, daß unter Befruchtung durchaus nicht die Entwicklungserregung, also das, was ursprünglich mit dem Ausdruck gemeint war, verstanden werden dürfe, ja R. FRICK (51) hält es sogar für angezeigt, daß vor diesem „Mißbrauch“ des Ausdrucks Befruchtung gewarnt wird.

Was aber wird dafür gesetzt? Sehr häufig eben der Satz: das Wesen der Befruchtung besteht in der Vereinigung zweier Zellkerne; daneben aber und vielleicht noch

---

1) Auch O. HERTWIG selbst (72) hat seinen alten Standpunkt verlassen.



häufiger: das Wesen der Befruchtung besteht in der Amphimixis. Diese Bestimmungen operieren mit dem unklaren Begriff „Wesen“. Ueberlegt man sich, was damit in diesem Fall gemeint sein soll, so kann es bei der Mehrzahl der Biologen wohl nichts anderes als die Anschauung sein, die auch ich nach dem oben Gesagten teile, daß der Zweck der in Rede stehenden Einrichtungen die Qualitätenmischung und daß als Substrat dieser Qualitäten die Kerne anzusehen seien. Aber damit ist doch etwas ganz anderes gesagt, als daß unter Befruchtung die Kernvereinigung oder die Amphimixis zu verstehen sei. Wer aber wirklich Befruchtung und Amphimixis als identische Begriffe betrachten wollte, warum sagt der nicht Amphimixis und läßt dem Wort Befruchtung seine alte Bedeutung?

Nun kommen wir aber noch zu einem viel wichtigeren Punkt, nämlich daß es sich in dem Gesagten um Anschauungen handelt, die gar nicht von allen Forschern geteilt werden. Zunächst ist ja für den Anhänger der Amphimixistheorie die ausschließliche Betonung der Kernvereinigung nur dann annehmbar, wenn er der Ueberzeugung ist, daß die Amphimixis allein durch die Kerne vermittelt wird. Wer an der Mischung der elterlichen Eigenschaften auch das Protoplasma beteiligt sein läßt, muß jenen Satz verwerfen. Auf der anderen Seite hat sich einer der kompetentesten Beurteiler in diesen Fragen, R. HERTWIG (78), überhaupt gegen die Amphimixislehre ausgesprochen; er betrachtet die Vereinigung zweier verschiedenartiger Organisationen in eine als einen Vorgang, der den Zweck hat, die zur normalen Erledigung des Lebensprozesses nötigen regulierenden Einrichtungen zu verstärken. Und wenn R. HERTWIG dabei auch das Hauptgewicht auf die individuell verschiedenen Kerne legt, so führt ihn seine Anschauung, daß es sich bei jener Regulation um Ausgleichung eines Mißverhältnisses zwischen Kern und Protoplasma handelt, doch notwendig zu der Folgerung, daß der gleiche Effekt, wenn auch weniger vollkommen, durch Mischung von Protoplasma zweier Zellen erreicht werden könne.

Man hat es als eine unseren Vorstellungen widerstrebende Anwendung des Wortes Befruchtung bezeichnet, daß J. LOEB, der, wie ich, unter Befruchtung die Entwicklungserregung versteht, nun, da es ihm gelungen ist, Eier künstlich zur Entwicklung anzuregen, z. B. von „osmotischer Befruchtung“ spricht. Ich muß gestehen, daß diese Konsequenz auch mir widerstrebt. Allein die Definition der Befruchtung als Kernvereinigung führt, wie mir

scheint, zu ebenso unbefriedigenden Konsequenzen. Ein durch Eindringen eines Spermiums zur Entwicklung angeregtes Ei, aus dem nachträglich, ohne Beeinträchtigung seiner Entwicklungsfähigkeit, der Eikern entfernt worden ist, muß nach dieser Anschauung als unbefruchtet gelten. Umgekehrt würde die von ZUR STRASSEN (120) erforschte Verschmelzung zweier Ascariseier, deren Kerne sich dann gleichfalls vereinigen, auch ohne Zutritt eines Spermiums eine „Befruchtung“ darstellen.

Endlich zeigt eine genauere Analyse, daß gewisse, allgemein übliche Bezeichnungen, wie z. B. Doppelbefruchtung, mit beiden Auffassungen unvereinbar sind.

Angesichts dieser vielfachen Widersprüche möchte ich es, unter Verzicht auf meinen eigenen bisher festgehaltenen Standpunkt, für das zweckmäßigste halten, das Wort Befruchtung nur im allerallgemeinsten Sinn anzuwenden und darunter überhaupt keine Bewirkungen, wie Entwicklungserregung oder Amphimixis, sondern nur Vorgänge zu verstehen, nämlich die Gesamtheit derjenigen Vorgänge, durch welche die aufeinander angewiesenen Geschlechtszellen oder Gameten in Beziehung zueinander treten und, unter der Voraussetzung normalen Ablaufs aller Geschehnisse, sich zu einer neuen Einheit vereinigen<sup>1)</sup>.

Das Problem der Befruchtung, wie es hierdurch in seiner Allgemeinheit bezeichnet wäre, würde dann in eine Anzahl von Einzelproblemen zerfallen, wie dasjenige der gegenseitigen Anziehung der Sexualzellen, dasjenige der sexuellen Hemmung und der Lösung dieser Hemmung, das Problem der sexuellen Differenzierung, das der Ueberfruchtung, das Problem der Qualitätenmischung, das des Befruchtungszweckes u. s. w.

Aus der Fülle dieser Probleme seien hier nur einige Punkte herausgegriffen, die mit der Doppelbefruchtung und ihren Folgen in näherem Zusammenhang stehen. Ich beginne diese Betrachtungen mit der Frage, unter welchen Bedingungen sich überhaupt zwei oder mehrere Zellen zu einer einheitlichen, normal teilungsfähigen Zelle vereinigen können. Wir wollen uns bei Untersuchung dieser Frage, deren

---

1) Bei dem durch *Paramecium* repräsentierten Typus der Konjugation müßte man sagen: sich zu zwei neuen Einheiten gestalten. Daß damit gegenüber den typischen Fällen nichts wesentlich anderes gegeben ist, habe ich schon früher (12, p. 480 ff.) auseinandergesetzt und bin erfreut zu sehen, daß neuerdings VERSLUYS (126) unabhängig zu der gleichen Auffassung gelangt ist.

Beantwortung nicht für die ganze Organismenwelt gleich ausfallen würde, auf die Zellen der Metazoen beschränken, d. h. auf Zellen, in denen wir die drei Hauptbestandteile Protoplasma, Kern und Centrosoma unterscheiden können.

Sowohl für das Protoplasma wie für die Kerne liefert die Verschmelzung von 2 oder 3 Zellen nichts prinzipiell anderes als was vorher bestanden hat: das Protoplasma ist doppelt oder dreimal so groß, der Kern enthält doppelt oder dreimal so viele Chromosomen. Die Art, wie das Protoplasma und die Kerne sich bei der Teilung verhalten, läßt es ohne weiteres möglich erscheinen, daß auch das Verschmelzungsprodukt in regulärer Weise geteilt wird. Anders ist es mit den Centrosomen. Soll sich eine Zelle in zwei Tochterzellen teilen — und dies ist ja bei Metazoen die einzige reguläre Art der Zellteilung — so dürfen während der karyokinetischen Periode nicht mehr als zwei Centrosomen in Wirksamkeit treten<sup>1)</sup>. Denken wir uns nun drei Zellen, jede mit einem Centrosoma ausgestattet, zu einer einheitlichen Zelle verschmolzen, so ist es klar, daß Zweiteilung dieses Verschmelzungsprodukts unmöglich ist. Aber auch die Verschmelzung von nur zwei typischen Zellen muß zu simultaner Mehrteilung führen. Denn da sich jedes Centrosoma bei der Vorbereitung zur Teilung verdoppelt, müssen in diesem Fall vier Pole auftreten.

Eine sehr lehrreiche Illustration zu diesem Satz hat neuerdings CONKLIN (33) an den Eiern von *Crepidula* geliefert. Werden befruchtete Eier dieser Schnecke auf einige Stunden in Seewasser mit erhöhtem Gehalt an NaCl versetzt, so teilt sich sowohl das Ei- wie das Spermacentrosoma in je 2 Tochtercentrosomen und es entsteht eine vierpolige Figur.

Soll also die Zellvermehrung nur durch Zweiteilung geschehen, so ist es bei der sexuellen Vereinigung unerlässlich, daß entweder im Ei oder im Spermium oder in beiden an dem typischen Verhalten der Centrosomen etwas geändert ist.

Als ich seinerzeit (6), von diesem Postulat ausgehend, die normalen Befruchtungsvorgänge prüfte, ergaben sich mir drei Möglichkeiten, wie diesem Bedürfnis Genüge geleistet werden könnte. „Entweder gehen die beiden Polkörperchen der ersten Furchungsspindel aus dem einfachen Centrosoma des Spermatozoons durch Teilung hervor; oder dieses Körperchen wird direkt zu dem einen

---

1) Vergl. hierzu meine Ausführungen in 9 und 17.



Spindelpol, während der andere aus dem Ei stammt; oder endlich es verschmilzt das Spermacentrosoma mit einem im Ei vorhandenen Zentralkörperchen und erst durch die Teilung dieses Produktes entstehen die Polkörperchen der Spindel.“ Ohne die beiden letzteren Möglichkeiten durchaus und für alle Fälle in Abrede stellen zu wollen, gelangte ich auf Grund des damals vorliegenden Beobachtungsmaterials zu dem Ergebnis, daß die Furchungscentrosomen ausschließlich vom Spermium geliefert werden, wogegen das Eicentrosoma entweder ganz rückgebildet oder wenigstens in einen Zustand von Inaktivität versetzt sei, so daß es an der Bildung der Teilungsfigur gar keinen Anteil nimmt.

Eine damit nahe verwandte Anschauung hatte ungefähr gleichzeitig VEJDOVSKÝ (124) ausgesprochen, indem er den aus dem Ei fast spurlos eliminierten „Periplast“ durch einen aus dem Spermaplasma gebildeten neuen, energisch sich teilenden Periplast ersetzt werden ließ. Allein sowohl in der Begründung, wie in der theoretischen Bewertung bestanden zwischen unseren Äußerungen nicht unwesentliche Unterschiede. Was zunächst den letzteren Punkt anlangt, so schrieb ich die Herstellung der Teilungsfähigkeit ausschließlich dem Spermiozentrum zu und erklärte es für belanglos, ob ein aus Ei- und Spermakern zusammengesetzter erster Furchungskern vorhanden sei, oder nur einer dieser beiden Kerne. Nach VEJDOVSKÝ dagegen sollten die beiden Kerne für sich allein unfähig sein, sich zu teilen; erst durch die Beziehung, in die sie zueinander treten, sollten sie die Teilungsfähigkeit gewinnen. Die seither gemachten Erfahrungen haben die Richtigkeit meiner Betrachtungsweise bestätigt.

Von größerer Bedeutung aber für unsere gegenwärtige Erörterung ist die Frage, auf welche Argumente sich die Herleitung der Furchungszentren aus dem Spermacentrosoma oder Spermaperiblast stützen konnte. VEJDOVSKÝ hatte sich nur auf die normalen Befruchtungsvorgänge von *Rhynchelmis* bezogen. Diese aber lehren nichts anderes, als daß neben dem Spermakern ein Strahlenzentrum (Periblast) auftritt, durch dessen Verdoppelung die Pole der ersten Furchungsspindel entstehen. Daß dieses Zentrum aus dem Spermacytoplasma stammt, so wahrscheinlich es auch gewesen sein mag, hat VEJDOVSKÝ nicht bewiesen. Und es ist eine Frage, ob in der Literatur bis auf den heutigen Tag ein Fall aufgezeigt werden kann, für den von einem bestimmten geformten Teil des Spermiums bis zu den Furchungscentrosomen die Kontinuität wirklich einwandfrei nachgewiesen worden ist.

Unter diesen Umständen scheint mir immer noch mein damaliges Hauptargument für eine solche Herleitung von ausschlaggebender Bedeutung zu sein, nämlich das Verhalten dispermer und polyspermer Eier. Sie lehren, daß jeder ins Ei eingedrungene Spermakopf ein Sphärenzentrum neben sich hat, an dessen Stelle nach einiger Zeit zwei Zentren nachweisbar sind. Mit dieser Konstatierung war die Möglichkeit, daß ein im Ei vorhandenes oder sich bildendes Zentrum den Spermakern an sich zieht, ausgeschlossen und die genetische Beziehung der Furchungszentren zum Spermium, wie sie auch in den Einzelheiten zu denken sein mag, über jeden Zweifel sicher gestellt. Und dies ist der erste Hauptpunkt, durch den die Polyspermie für die Theorie der Befruchtung von Wichtigkeit ist.

Ehe ich jedoch hierauf noch etwas näher eingehe, sei eine zweite Frage ins Auge gefaßt, nämlich diese, warum und unter welchen Umständen die Mehrfachbefruchtung schädlich ist. Schon nach dem soeben Gesagten liegt die Annahme nahe, daß das Schädliche an der Dispermie die abnorme Erhöhung der Zentrenzahl ist. Allein bewiesen ist dies durch die bisherigen Betrachtungen nicht. Denn wenn wir auch wissen, daß mehrpolige Mitosen Protoplasma und Chromatin atypisch verteilen, so ist es doch nicht selbstverständlich, daß dadurch pathologische Zustände geschaffen werden. Warum sollten nicht auch hier, wie in so vielen anderen Fällen, regulatorische Vorgänge eingreifen und das Abnorme zur Norm zurückführen? Wir müssen also die Frage genauer prüfen, und hierzu bieten uns schon die in der Natur verwirklichten regulären Befruchtungseinrichtungen eine Handhabe. Während bei Echiniden Dispermie und Polyspermie die Entwicklung fast ausnahmslos pathologisch machen und ein Gleiches für *Ascaris* (30) gilt, wissen wir seit RÜCKERTS (108) Untersuchungen über die Befruchtung bei Selachiern, daß hier jedes Ei mehrere Spermien in sich aufnimmt, die Polyspermie also eine normale Erscheinung ist. Durch OPPEL (100), R. FICK (49) und H. BRAUS (31) ist diese „physiologische Polyspermie“ auch für Reptilien und Urodelen, durch BLOCHMANN (2) und HENKING (62) für Insekten nachgewiesen worden.

Aus diesem so verschiedenen Effekt der Polyspermie bei verschiedenen Organismen ergibt sich, daß die Wirkung, die mehrere Spermien auf das Ei ausüben, nicht eine generelle ist, sondern daß für jeden Fall genauer festgestellt werden muß, wie sich die eingedrungenen Spermien weiterhin im Ei verhalten. Schon in

seiner ersten Mitteilung hat RÜCKERT den Verlauf der physiologischen Polyspermie richtig erkannt. Er hat gezeigt, daß nur ein einziger Spermakern, ausgestattet mit seiner Sphäre, sich mit dem Eikern verbindet, die anderen dagegen allmählich in den Dotter verdrängt und damit unschädlich gemacht werden. Das Mittel, durch welches die überschüssigen Spermakerne vom Eikern abgehalten werden, sieht RÜCKERT in einer neueren Arbeit (111) darin, daß zwischen den einzelnen Spermasphären eine Abstoßung besteht, so daß zwar der sphärenlose Eikern sich einem der zahlreichen Spermakerne nähern und sich mit ihm vereinigen kann, wogegen nach dieser Vereinigung allen übrigen Spermakernen, da sie eben selbst mit Sphären ausgestattet sind, die Annäherung unmöglich gemacht ist. Und die gleiche Abstoßung würden in späteren Stadien die normalen Furchungssphären auf die Sphären der überschüssigen Spermakerne bzw. ihrer Derivate ausüben, wodurch diese Teile immer mehr nach der Peripherie der Keimscheibe und schließlich in den Dotter verdrängt werden. Auf diese Weise wird das Gleiche erreicht wie in einem monospermen Ei; der erste Furchungskern entsteht durch Vereinigung nur eines männlichen Vorkerns mit dem weiblichen, und nur ein Spermazentrum beteiligt sich an der Furchung.

So interessant nun diese Feststellungen für die Theorie der Befruchtung auch sind, so vermögen sie doch keine Antwort auf die Frage zu geben, wodurch in jenen Fällen, wo die überzähligen Spermien an der Entwicklung wirklich teilnehmen, diese Beteiligung schädlich wirkt; und ebenso wenig würden uns diejenigen Eitypen, bei denen Mehrfachbefruchtung nur als Abnormität vorkommt, in dieser Beziehung fördern, wenn die Ueberfruchtung in allen Keimen dieser Art gleich verderblich wäre. Nur da, wo das Schicksal überfruchteter Eier variabel ist und wo wir eine dieser Variabilität entsprechende Verschiedenheit in dem Verhalten der eingedrungenen Spermien nachweisen können, ist eine weitere Analyse möglich. Solche günstige Bedingungen liefert, wie diese Arbeit näher ausgeführt hat, die Dispermie der Echiniden; und eine vergleichende Betrachtung der hierbei unterscheidbaren Einzelfälle hat zu dem, wie ich glaube, unanfechtbaren Resultat geführt, daß nicht der doppelte Spermakern oder das doppelte Spermaprotoplasma das Störende ist, sondern lediglich die durch die Anwesenheit zweier Spermien bedingte erhöhte Zahl der Teilungspole. Wird dieses Moment vermieden oder in unschäd-



liche Bahnen gelenkt, so ist alles übrige, was die Dispermie Abweichendes mit sich bringt, ohne Belang.

Nichts vermag diesen Satz schöner zu illustrieren als die oben konstatierte Tatsache, daß genau die gleiche Prozedur, die auf normal befruchtete Eier schädigend wirkt, nämlich das Schütteln unmittelbar nach der Befruchtung, die Entwicklungsaussichten der dispermen Eier bedeutend verbessert. Dieses Faktum zeigt vor allem, daß die Vorstellungen, welche dem Befruchtungsproblem mit einfachen physikalischen oder chemischen Annahmen auf den Grund zu kommen hoffen, verfehlt sein müssen. Schütteln ist mechanisch genau das Gleiche, ob es ein monospermes oder ein dispermes Ei trifft; und so müßte das Schütteln beiderlei Eier im gleichen Sinn beeinflussen, wenn wir es im Befruchtungsvorgang lediglich mit Prozessen zu tun hätten, die sich physikalisch-chemisch auflösen lassen. Die biologische Analyse dagegen macht uns das verschiedene Verhalten durchaus verständlich. Die Teile, auf welche das Schütteln einwirkt, sind, wie oben festgestellt worden ist, die *Spermocentren*; sowohl bei der *Monospermie* wie bei der *Dispermie* wird durch die Erschütterung in vielen Fällen die Verdoppelung des *Spermocentrums* hintangehalten. In diesem Umstand, daß das Schütteln die Polzahl vermindert, daß es diese Zahl im normal befruchteten Ei abnorm macht, im doppelbefruchteten den normalen Verhältnissen nähert, darin klärt sich das anfängliche Paradoxon der so ganz entgegengesetzten Schüttelwirkung aufs einfachste auf.

Unrichtige Polzahl, dieser Hauptpunkt der Dispermieerscheinungen, erfährt noch von einer anderen Seite her eine helle Beleuchtung. Man kann die Doppelbefruchtung definieren als die Vereinigung dreier Sexualzellen. Ihr Gegenstück ist die Vereinigung einer Samenzelle mit zwei Eizellen. Diese Kombination kommt, wie ZUR STRASSEN (120) gezeigt hat, in der Tat bei *Ascaris* vor. Hier können unter gewissen Umständen zwei Oocyten I. Ordnung verschmelzen. Indem jeder Komponent seine Polocyten in typischer Weise — wenn auch manchmal gemeinsam mit dem anderen — bildet, erhält das Verschmelzungsprodukt schließlich den Wert zweier zu einer Einheit vereinigter Eizellen. Ist ein solches Doppelei von einem einzigen Spermium befruchtet, so entwickelt es sich, wie ZUR STRASSEN nachgewiesen hat, zu einem völlig normalen Riesenembryo.

Aufs klarste sehen wir es hier bestätigt, daß weder die Vereinigung von mehr als zwei Zellkörpern, noch von mehr als zwei

Vorkernen die Entwicklung beeinträchtigt, sondern nur die Vereinigung von mehr als zwei Centrenpaaren. Zwei Eier und ein Spermium wirken normal zusammen, zwei Spermien mit einem Ei vereinigt führen zu pathologischer Entwicklung, und ebenso liefern zwei Spermien und zwei Eier gemeinsam ein pathologisches Produkt. Diese letztere Tatsache ist noch besonders lehrreich, da es zunächst scheinen könnte, daß gerade diejenige Kombination, in der beide Sexualzellen doppelt vertreten sind, also das doppelbefruchtete Doppelei, mit seinem richtigen Mengenverhältnis aller Teile, dem normalen Zustand am nächsten käme. Allein die Vorgänge, durch die sich ein Ei zur Entwicklung vorbereitet, bestehen eben nicht in einer bloßen chemischen oder physikalischen Wechselwirkung der einzelnen Bestandteile, sondern sie sind abhängig von den Vermehrungsgesetzen individualisierter Gebilde, in denen wir vor der Hand etwas nicht weiter Zerlegbares anzuerkennen haben.

Wir gelangen damit zu einem dritten Problem. Die einzelne Sexualzelle muß, damit sie auf ihre Partnerin wartet, gehemmt sein; sie muß einen Defekt besitzen, der durch die andere beseitigt wird. Die Rückbildung des Centrosoma ist ein solcher Defekt und es fragt sich, ob es von Bedeutung ist, daß dieser Defekt gerade das Ei betrifft und nicht das Spermium. Wir werden diese Frage mit Bestimmtheit bejahen dürfen. Das Spermium besitzt eine genügende Hemmung in seinem Protoplasmamangel, eine weitere ist nicht nötig. Das Ei dagegen würde alle zur Entwicklung nötigen Qualitäten besitzen, wenn das ihm bei seiner Entstehung zufallende Centrosoma seine typische Wirksamkeit behalten würde. Wo also die reciproke Spezialisierung der beiden Sexualzellen nur auf den eben genannten Momenten beruht, ist es selbstverständlich, daß die Rückbildung des Centrosoms das Ei betrifft. Und damit stimmen ja nahezu alle Angaben der Literatur überein. Freilich sind, seit VAN BENEDEN und NEYT (1) im *Ascaris*-Ei die jungen Furchungssphären neben dem Eikern gesehen haben wollten, und seit FOL (54) für das Seeigellei seine Centrenquadrille beschrieben hatte, immer wieder Befunde mitgeteilt worden, wonach die Furchungscentren entweder ausschließlich dem Ei angehören oder von beiden Sexualzellen stammen oder völlige Neubildungen sein sollten. Aber wie sich jene ersten Angaben als sicher irrig herausgestellt haben, so fehlt es auch für alle späteren zum mindesten an genügenden Beweisen. Und so glaube ich, daß KOSTANECKI (84) im Recht ist, wenn er nach kritischer Betrachtung aller

entgegengesetzten Angaben und Vermutungen den Satz vertritt, daß bei sämtlichen Metazoen die beiden Centren der ersten Furchungsspindel von einem durch das Spermium eingeführten Cyto-centrum abstammen. Auch die Untersuchungen CONKLINS (33) an *Crepidula* halte ich, so wenig wie KOSTANECKI, für geeignet, diesen Satz zu erschüttern. CONKLIN betrachtet es als wahrscheinlich, daß bei diesem Objekt der eine Furchungspol durch das Spermocentrum, der andere durch das Oocentrum dargestellt wird. Das oben erwähnte interessante Experiment, bei dem er beide Centren zur Teilung veranlassen und dadurch an Stelle der normalen zweipoligen ersten Furchungsspindel eine vierpolige hervorbringen konnte, erscheint ihm als wichtige Stütze seiner Auffassung. Ich bin jedoch mit KOSTANECKI der Ansicht, daß dieses Ergebnis vielmehr dahin zu interpretieren ist, daß das sonst untätige und sich rückbildende Eicentrosoma durch die Einwirkung des veränderten Mediums zur Tätigkeit gebracht wird. Die sichere Entscheidung aber wird auch hier die Dispermie bringen. Hat CONKLIN recht, so muß ein dispermes *Crepidulae* drei Furchungscentren aufweisen; folgt dagegen sein Objekt der allgemeinen Regel, so müssen es vier sein.

Immerhin müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, daß es Ausnahmen von jener so vielfach bestätigten Regel gibt, was uns zu der Frage führt, in welcher anderen Weise das Ei an selbstständiger Entwicklung verhindert sein könnte. Schon früher (12) habe ich darauf hingewiesen, daß die Außerdienststellung des Oocentrums nicht die einzige Hemmung ist, die an den weiblichen Sexualzellen der Metazoen vorkommt. Wir kennen viele Fälle, bei denen die Einleitung der Reifungsteilungen vom Eindringen des Spermiums abhängig ist. Aber noch andere der Entwicklung notwendig vorausgehende Vorgänge des Eies werden bei manchen Tieren durch das Spermium ausgelöst; so z. B. bei Ascariden die Bildung der mächtigen Perivitellinhüllen, also die Ausstoßung von Substanzen, mit denen beladen das Ei kaum zur Entwicklung befähigt wäre. Auch dieser Auslösungsvorgang ist somit ein Teil der Befruchtungserscheinungen, wenn auch ein sehr spezieller. Wir müssen ihn entstanden denken in Anpassung an das Bedürfnis des Eies nach einer sehr resistenten Schale, die, um die Vereinigung der Sexualzellen nicht zu verhindern, erst nach der Befruchtung gebildet werden darf, also vom Spermium abhängig sein muß.

Etwas ganz Ähnliches haben wir in der Bildung der sogenannten Dotterhaut oder Befruchtungsmembran des Seeigeleies vor



uns, deren Bedeutung, wie kaum zu bezweifeln ist, in der Abhaltung der nach dem ersten Spermium an der Eioberfläche anlangenden Konkurrenten liegt. Auch hier besitzt das Ei etwas, dessen es sich auf eine Auslösung von seiten des Spermiums hin entledigt; und wir begreifen, daß, wie die LOEBschen Experimente (88) nun bewiesen haben, das Ei, wenn es von dieser Substanz nicht befreit wird, sich weniger normal entwickelt, als wenn die Abscheidung der Membran stattgefunden hat.

Es sind eben, wie ich früher schon hervorgehoben habe, zahlreiche Arten von Hemmung des Eies denkbar und, wie wir jetzt sehen, im gleichen Ei unter Umständen mehrere nebeneinander verwirklicht, womit das ganze Problem eine erheblich kompliziertere Gestalt gewinnt.

Es ist nun klar, daß, wenn auch nur in einem einzigen Punkt das Weiterschreiten des Eies von dem Eindringen des Spermiums abhängig gemacht ist, diese Einrichtung genügt, um die gemeinsame Entwicklung zu sichern. Und so wäre also z. B. in jenen Fällen, wo schon die Einleitung der Reifungsvorgänge durch den Spermaeintritt ausgelöst wird, keine weitere Hemmung nötig. Würde nach erfolgter Reifung der Eikern mit seinem Centrosoma den centrosomenlosen Spermakern anziehen, so wäre alles in Ordnung. Wenn wir trotzdem sehen, daß es auch in Eiern dieser Art das Sperma-Centrosoma ist, welches bei der Entwicklung die Führung übernimmt, so wird uns dies zu der Annahme berechtigen, daß die an die Centrosomen sich knüpfende Art der Hemmung eine ursprünglichere ist, zu der sich erst nachträglich die anderen gesellt haben. Aber ausgeschlossen wäre es nicht, daß es Eier gibt, in denen eine solche sekundäre Hemmung zur einzigen geworden ist und wo ein persistierendes Oocentrum an Stelle des Spermocentrums die Furchungscentren liefern würde. Jedes Mittel, das an Stelle des Spermiums jene sekundäre Hemmung zu lösen im stande wäre, würde dann unmittelbar zur Parthogenese führen.

Damit gelangen wir zu einer letzten Frage, in der die Dispermie ein entscheidendes Wort mitzusprechen hat, zur Frage des Verhältnisses der künstlichen Parthogenese zur Befruchtung.

Als es R. HERTWIG (76) gelungen war, durch Zusatz von Strychnin zum Seewasser den ersten Beginn einer parthenogenetischen Entwicklung an Seeigeleiern auszulösen, war die nächstliegende und wohl von allen Cytologen geteilte Annahme die, daß durch

die Einwirkung des veränderten Mediums das „Oocentrum“ — wie man sich dieses auch vorstellen mochte — aus seiner Inaktivität aufgerüttelt und zu erneuter Tätigkeit angeregt werde. Allein weitere Untersuchungen bestätigten diese Vorstellung nicht. MORGAN (97, 98) machte die Entdeckung, daß durch gewisse Veränderungen im Salzgehalt des Seewassers überall im Plasma des Echinideneies astrophärenartige Bildungen hervorgerufen werden können, und nachdem J. LOEB (85) durch ganz ähnliche Behandlung der Eier parthenogenetische Entwicklung bis zum Pluteus hatte erzielen können, führte schließlich E. B. WILSON (129) den Nachweis, daß die Sphären, die bei dieser künstlichen Entwicklungserregung auftreten, mit MORGANS künstlichen Astrophären identisch sind. Er zeigte, daß zwischen den Strahlensystemen, die sich am Eikern entwickeln, und jenen, die überall frei im Plasma auftreten, kein essentieller Unterschied besteht, er stellte fest, daß die Zentralgebilde, die sich in ihnen zeigen, sich wie typische Centrosomen durch Zweiteilung vermehren, und gab so dem schon von MORGAN ausgesprochenen Satz, daß echte Centrosomen als Neubildungen im Protoplasma entstehen können, seine feste Begründung.

Hatte man sich lange gegen die Anerkennung einer Entstehung von Centrosomen *de novo* gesträubt, so läßt sich heute eher eine umgekehrte Neigung erkennen. Mehr oder weniger deutlich kann man die Anschauung ausgesprochen finden, daß, wenn „echte“ Centrosomen und Sphären überall im Plasma entstehen können, wohl auch diejenigen, die wir typischerweise in dem karyokinetischen Vorgang tätig finden, nichts anderes als ein vorübergehender Ausdruck eigentümlicher Kräftekonstellationen sind, die sich bei jeder Teilung von neuem herstellen.

Es ist klar, daß, wenn diese Anschauung richtig wäre, alles, was über die Erhaltung und Teilung der Centrosomen angegeben worden ist, auf Täuschung beruhen müßte. Schon früher habe ich mich gegen solche Skepsis gewendet (17) und halte sie auch heute noch für völlig ungerechtfertigt. Wer an günstigen Objekten den Cyklus der Cytocentren von einer Zellengeneration zur nächsten Schritt für Schritt zu verfolgen vermochte, den kann die Tatsache, daß Centrosomen unter gewissen Bedingungen neu entstehen, nicht daran irre machen, daß diese Gebilde im typischen Verlauf sich aus schon vorhandenen durch Teilung ableiten.

Auch gibt es manche Analogieen, die uns das Vorkommen der einen Entstehungsweise neben der anderen nicht gar so fremd-

artig erscheinen lassen. Wenn sich, nach R. HERTWIGS fundamenter Entdeckung, in gewissen Zellen aus einem im Protoplasma verstreuten Material, dem „Chromidium“, Kerne individualisieren, die sich fortan durch Zweiteilung vermehren, warum sollte da nicht auch im Protoplasma mancher Zellen ein „Centridium“ existieren, aus dem unter Umständen Centrosomen entstehen mit allen Qualitäten derjenigen, die sich sonst als individualisierte Gebilde von der Mutterzelle auf die Tochterzellen forterben? Oder auch daran ließe sich denken, daß die Centrosomen mit indifferenten, durch Zweiteilung sich vermehrenden Protoplasma-„Mikrosomen“ ebenso prinzipiell identisch wären, wie eine Eizelle der Hydra mit den sie umgebenden Ovarialzellen, aus deren Indifferenz sie so gewaltig herausgehoben wird.

So eröffnen sich uns also durch die Entdeckung der Neubildung von Centrosomen sehr erfreuliche Hoffnungen auf eine nähere Bestimmung der Natur und Wertigkeit dieser Strukturen; an der Lehre von der Bedeutung der Centrosomen im Zellenleben dagegen, ja selbst an der Auffassung dieser Gebilde als permanenter „Zellenorgane“ ändert der Nachweis jenes regenerativen Vermögens mancher Zellen nichts. Was aber die Frage der künstlichen Parthenogenese anlangt, so scheint es mir, daß selbst für dieses Problem die artifiellen Zentren und Sphären nicht jene allgemeine Bedeutung besitzen, wie man dies eine Zeit lang glauben konnte. Ich bin der Ueberzeugung, daß mit Ausnahme der Seeigeleier wohl für alle bisher beschriebenen Fälle künstlicher Parthenogenese die ursprüngliche Annahme zu Recht bestehen bleibt, wonach die dabei auftretenden Furchungspole von einem „Oocentrum“ stammen, in dem Sinn, daß das dem Ei bei seiner Entstehung zufallende Cytozentrum zu erneuter Wirksamkeit gebracht wird. Und selbst für das Seeigelei muß man sich angesichts der Untersuchungen von R. HERTWIG (76) und gewisser Befunde von ZIEGLER (132) und J. LOEB (88) fragen, ob nicht auch hier zwischen den „Cytasteren“ und jenen Strahlungen, die am Eikern auftreten, gewisse Unterschiede bestehen, und ob nicht jene Fälle, die zu normaler Entwicklung führen, eben gerade solche sind, bei denen nur das „Oocentrum“ in Tätigkeit tritt.

Wie dem aber auch sein mag, es war eine notwendige Konsequenz der besprochenen Entdeckungen, daß sie zu einer Revision der Vorstellungen über die Wirkungen des Spermiums im Ei führen mußten. Wenn es möglich ist, Eier durch Veränderung des Mediums zur Entwicklung anzuregen, dann liegt gewiß nichts



näher als die Annahme, daß das Spermium gerade so auf das Ei einwirke, wie jene zur künstlichen Parthenogenese führenden Agentien, daß also die entwicklungserregende Wirkung des Spermiums eine physikalische oder chemische und nicht eine an Organisiertes geknüpfte sei. So sehen wir denn auch in den Schriften J. LOEBS diese Ueberzeugung von Anfang an als etwas ganz Selbstverständliches auftreten, und es ist kein Zweifel, daß gerade in diesem vermeintlichen Nachweis die Hauptbedeutung seiner Entdeckung gefunden worden ist.

Hier müssen wir nun an die oben schon erwähnte Erkenntnis anknüpfen, daß die Einwirkung des Spermiums auf das Seeigeei nicht eine einheitliche ist. Das Spermium löst erstens, wenn es mit dem Ei in Berührung gekommen ist, die Abscheidung der Befruchtungsmembran aus; zweitens verleiht es, wie das ZIEGLERsche Wollfadenexperiment (132) lehrt, dem Ei, auch wenn es alsbald wieder aus ihm entfernt wird, eine gewisse Disposition zur Teilung, die in unvollkommenen karyokinetischen Vorgängen am Eikern zum Ausdruck kommt. Es ist, nach neueren Untersuchungen von HERBST (67) und J. LOEB (88) nicht unmöglich, daß gerade die Entfernung der bei der Bildung der Befruchtungsmembran ausgeschiedenen Substanzen es ist, die das Ei zu diesen unvollkommenen parthenogenetischen Regungen fähig macht. Drittens endlich bewirkt das Spermium im Ei die Bildung der beiden Furchungspole, welche das eigentliche Triebwerk für die Entwicklung repräsentieren.

Für die beiden erstgenannten Wirkungen war es nun schon früher, auf Grund der bloßen Beobachtung des Vorganges, so gut wie sicher, daß hierbei nicht ein geformter Teil des Spermiums eingreift, sondern daß es sich um eine Reizwirkung handelt, über deren Natur freilich nichts weiter ausgesagt werden konnte. Auch hatten ja schon vor langer Zeit die Brüder HERTWIG (73) durch Beifügen von Chloroform zum Seewasser die Abscheidung der Dotterhaut auslösen können, wozu später HERBST und LOEB noch den Nachweis fügten, daß auch durch manche andere Stoffe, so durch Kreosot, Toluol, Chlorcalcium, Silber und Fettsäuren, ein Gleiches erzielt werden kann. Daß das Spermium bei diesem Prozeß nicht anders wirkt als die genannten Stoffe, darf wohl als sicher betrachtet werden. Und wie bei diesem Phänomen der natürliche Vorgang dem künstlichen entspricht, so erscheint auch die Spermawirkung bei dem ZIEGLERschen Wollfadenversuch dem Effekt der zu künstlicher Parthenogenese führenden Mittel so

ähnlich, daß man auch hier an einer prinzipiell identischen Wirkung kaum zweifeln kann. Ist es ja, wie oben erwähnt, gar nicht unwahrscheinlich, daß der Zustand, in den das Ei durch die Abscheidung der Dotterhaut versetzt wird, ohne weiteres zu unvollkommenen Teilungsversuchen führt.

Anders verhält es sich aber, wie ich schon mehrmals und besonders eingehend im Anhang zu dem Aufsatz „Das Problem der Befruchtung“ (21) erörtert habe, mit der Herkunft der Furchungszentren. Und damit kommen wir zu unserem Hauptthema, der Bedeutung der Dispermie für die Erkenntnis der normalen Befruchtungsvorgänge, zurück. LOEB ist der Meinung, durch seine Experimente über künstliche Parthenogenese die Wirkung des Spermiums in jeder Beziehung nachgeahmt zu haben. Für die Richtigkeit dieser Meinung gibt es eine sehr einfache Prüfung. Wer zu wissen glaubt, wie ein Spermium auf das Ei einwirkt, der muß auch angeben können, was zwei oder drei Spermien im Ei bewirken; und es ist eine entscheidende Probe für jede Befruchtungstheorie, ob sie auf diese Frage eine Antwort zu geben vermag.

Es ist nun von vornherein klar, daß die Ermittlungen J. LOEBs von dem so äußerst variablen Effekt der Doppelbefruchtung, wie wir ihn oben kennen gelernt haben, keine Rechenschaft geben können. Aber man könnte sagen, daß dies zu viel verlangt sei; auch meine Theorie der dispermen Entwicklung beruht ja zu einem Teil auf einer ganz allgemeinen Annahme über die Chromosomen, der sich LOEB anschließen könnte. Zu erklären bliebe für ihn dann nur, warum im dispermen Ei zur Zeit der ersten Teilung vier Zentren auftreten, im trispermen sechs u. s. w.

LOEB hat nun in der Tat in einer jüngst erschienenen Arbeit (90) einen Versuch gemacht, diese Tatsachen von seinem Standpunkt aus zu erklären, und zwar indem er, wohl ohne es zu wissen, zu der alten, damals sich als sehr natürlich darstellenden Anschauung der Brüder HERTWIG (73) zurückkehrt, wonach die Zahl der Zentren von der Kernmenge abhängig sei. LOEB weist darauf hin, daß durch die Mittel, welche das Ei zu künstlicher Parthenogenese veranlassen, in vielen Fällen zunächst ein Monaster auftrete, entsprechend der geringen Kernmenge des Eies, die hier nur durch den Eikern repräsentiert wird. Bei der normalen Befruchtung, bei der die doppelte Kernmenge vorhanden ist, bilde sich ein Amphiaster, bei Ueberfruchtung endlich trete parallel mit der Erhöhung der Zahl der Spermakerne

eine immer größere Zahl von Zentren auf. Dies sieht freilich auf den ersten Blick so aus, als bestünde zwischen der Zahl der Vorkerne und derjenigen der Furchungszentren eine Abhängigkeit. Und LOEBS Erklärung ist die: die Entstehung der Centrosomen bzw. der Sphären ist nicht ein direkter, sondern ein indirekter Effekt der Befruchtung. Das Primäre ist nach seiner Anschauung die Vermehrung des Nukleingehaltes des Eies; sowohl das Spermium, wie die zur künstlichen Parthenogenese führenden Agentien bewirken oder beschleunigen diesen Prozeß im Ei; ist er bis zu einem gewissen Punkt gediehen, welcher Punkt an die Erreichung der Maximalgröße der Chromosomen geknüpft sein könnte, so löst er die Bildung der Teilungszentren aus, und deren Zahl richtet sich nun eben nach der Menge der vorhandenen Chromosomen. So wären in der Tat künstliche Parthenogenese und Befruchtung auf ein einheitliches Prinzip zurückgeführt.

Genauere Betrachtung ergibt jedoch die Unzulässigkeit dieser Auffassung. Wenn die Zahl der Zentren von der Kernmenge abhängig wäre, derart, daß der einzelne Vorkern zunächst nur ein einfaches Furchungszentrum bedingen würde, so dürfte sich in einem monosperm befruchteten kernlosen Eifragment zur Zeit der ersten Teilung nicht ein Amphiaster bilden, wie es wirklich der Fall ist, sondern ein Monaster. Wollte man diese Tatsache aber so erklären, daß in dem kleinen Eifragment das Monokaryon groß genug sei, um hier die gleiche Zentrenzahl zu bewirken, wie im ganzen Ei das Amphikaryon, so käme man zu der Forderung, daß in einem gleich großen Fragment, das Ei- und Spermakern enthält, mehr als zwei Zentren auftreten müßten. Stets aber sind es zwei, im kleinsten kernhaltigen Fragment ganz ebenso wie im größten kernlosen.

Des weiteren hat sich gezeigt, daß man monosperm befruchtete ganze Eier durch Schütteln kurz nach der Befruchtung zur Monasterbildung bringen kann, was, wenn die Zentrenzahl von der Kernmenge abhängig wäre, nicht gelingen dürfte. Denn die Kernmenge ist in diesen Monastereiern genau die gleiche wie im normalen Ei. Und selbst wenn man zugeben wollte, daß der Eingriff fürs erste jene Beziehung zwischen Kern und Cyto-centren stören könnte, so müßten doch wenigstens beim nächsten Teilungsschritt, wo inzwischen die Kernmenge auf das Vierfache des einzelnen Vorkerns angewachsen ist, stets mindestens vier Zentren auftreten. Es zeigen sich aber, mit verschwindenden Ausnahmen, nur zwei. Endlich lehrt auch die Entwicklung der



dispermen Eier, daß die Zentrenzahl von der in der Zelle vorhandenen Kernmenge unabhängig ist. Denn die primären Blastomeren dispermer Eier vermehren sich alle durch Zweiteilung, gleichgültig, ob sie mehr oder weniger als die typische Kernmenge besitzen.

Diese und andere Tatsachen machen es, wie ich schon vor langer Zeit hervorgehoben habe, unmöglich, eine Abhängigkeit der Zentrenzahl von der Kernmenge anzunehmen. Die Zahl der in einem karyokinetischen Vorgang vorhandenen Zentren ist vielmehr durch die einfache Formel ausdrückbar, daß sie regulärerweise genau doppelt so groß ist als die Zahl der Zentren, die die Zelle durch den vorausgegangenen karyokinetischen Prozeß erhalten hat; ganz gleichgültig, wie viel Kernsubstanz vorhanden ist. Am klarsten wird dieses Verhalten durch den von mir (15) beschriebenen Fall erläutert, wo eine primäre Blastomere zwar ein Centrosoma, aber keinen Kern erhalten hatte, und wo nun in dieser kernlosen Blastomere das Centrosoma sich ganz rhythmisch auf 2, 4, 8 u. s. w. vermehrte, gerade so, wie in der sich normal furchenden Schwesterblastomere.

Die Erhöhung der Zentrenzahl bei der Mehrfachbefruchtung kann sonach durch die LOEBsche Hypothese nicht erklärt werden. Und es bleibt, soweit ich sehe, überhaupt keine andere Annahme übrig, als eben jene alte, daß jedem Spermium ein Zentrum beigegeben ist, das sich bei der Vorbereitung des Eies zur Teilung verdoppelt. Die Spermien lösen, mit anderen Worten, nicht im Ei die Entstehung oder Aktivierung von Zentren aus, sondern sie bringen sie mit. Dies ist der fundamentale Unterschied zwischen künstlicher Parthenogenese und Befruchtung. Gerade der Vergleich mit der Bildung der Befruchtungsmembran ist in dieser Beziehung sehr lehrreich. Diese Haut bildet sich beim Eindringen zweier oder dreier Spermien genau so, wie wenn nur ein einziges eindringt. Hier ist eben eine allgemeine Reizung des Eiplasmas im Spiel, deren Effekt von der Quantität des auslösenden Mittels unabhängig ist. Hinsichtlich der Furchungszentren aber wirkt das Spermium nicht als Reiz, sondern als ein mit der Eizelle sich vereinigendes celluläres Individuum. Die Furchungszentren stehen zu dem Zentrum der Samenzelle in dem gleichen Verhältnis, wie sonst die Centrosomen von Tochter- und Mutterzelle. Eine physikalische oder chemische Auflösung dieser Seite des Befruchtungsproblems halte ich danach für ausgeschlossen. Höchstens in dem Sinn wäre sie

denkbar, daß es vielleicht einmal gelingen könnte, ganz allgemein den Kreislauf der Cytocentren und speziell ihre Teilung chemisch oder physikalisch verständlich zu machen. Doch scheint mir dafür bis jetzt kein Anzeichen vorzuliegen.

---

Als ein für die Befruchtungslehre allgemein interessantes Faktum sei zum Schluß hervorgehoben, daß, so sehr auch die sexuelle Mischung auf eine Vereinigung von nur einer weiblichen und einer männlichen Zelle berechnet erscheint, die Beteiligung zweier Spermien an der Entwicklung eines normalen Individuums doch möglich ist, ja daß sich bei Seeigeln ohne Zweifel Kinder, die zwei Väter besitzen, sehr leicht, wenn auch nicht in kontrollierbarer Weise, verwirklichen ließen.

Schon oben habe ich auf den Parallelismus hingewiesen, der zwischen dem doppeltbefruchteten Einfach-Ei und dem einfach befruchteten Doppel-Ei (ZUR STRASSENS *Ascaris*-Riesen) besteht. Nun ist aber, neben den oben erwähnten Unterschieden, zwischen diesen beiden Erscheinungen hier noch ein weiterer namhaft zu machen, daß nämlich in dem Fall von ZUR STRASSEN alle Zellen des neuen Organismus die gleiche Chromosomen-Kombination, aus zwei Ei- und einem Spermakern stammend, enthalten, wogegen bei der Dispermie eine solche Regelmäßigkeit nur im Fall des nicht sicher konstatierten *Amphiaster*-Typus (p. 25/26) verwirklicht wäre, sonst aber, wie wir erfahren haben, in verschiedenen Körperbezirken verschiedene Chromosomen-Kombinationen zu stande kommen müssen, ja daß, wenn wir uns die Doppelbefruchtung durch zwei Spermien von verschiedenen Männchen vollzogen denken, das neue Individuum unter Umständen — so beim Doppelspindeltypus — in seiner einen Körperhälfte einen anderen Vater besitzt als in der anderen.

Diese Erkenntnis legt eine letzte Frage nahe, ob sich nämlich ein gesunder dispermer Pluteus bis zum erwachsenen Seeigel entwickeln, ja vielleicht selbst wieder fortpflanzen könnte. Es liegt meines Erachtens kein Grund vor, daran zu zweifeln, daß Dreierplutei, wie z. B. der in Fig. 28 (Taf. IV) gezeichnete oder der mutmaßliche Doppelspindel-Pluteus der Fig. 75 (Taf. IX), sich zu typischen Seeigeln metamorphosieren könnten. Ja es darf nach den neueren Erfahrungen über die künstliche Züchtung von Seeigeln als durchaus im Bereich der Möglichkeit gelegen angesehen werden, daß die künstliche Aufzucht dispermer Plutei zu

Seeigeln gelingen könnte. Wie wir die dispermen Larven so häufig asymmetrisch gefunden haben, so ließen sich vielleicht auch für die fertigen Tiere gewisse Symmetriestörungen erwarten, vor allem aber wohl Störungen in den Geschlechtsorganen. Es sind mehrfach bei Echinodermen als Abnormität hermaphrodite Individuen beschrieben worden, wo einige Geschlechtsdrüsen männlich, andere weiblich waren. Es ist leicht möglich, daß Dispermie zu solchen Zuständen Veranlassung geben könnte. Des weiteren aber liegt die Vermutung nahe, daß die Geschlechtszellen dispermer Individuen in vielen Fällen abnorm werden, daß jedenfalls bei der Chromosomenreduktion charakteristische Abnormitäten auftreten müßten. Hier dürfte also Aussicht auf noch manche wichtige Erkenntnis gegeben sein.

---



### Literaturverzeichnis.

---

- 1) VAN BENEDEN, E. et NEYT, A., Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalo-céphale. Bull. Acad. roy. Belg., Sér. 4, T. XIV, 1887.
- 2) BLOCHMANN, F., Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb., Bd. XII, 1887.
- 3) BONNEVIE, K., Untersuchungen über Keimzellen. I. Jen. Zeitschr., Bd. XLI, 1906.
- 4) BOVERI, M., Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII, 1903.
- 5) BOVERI, TH., Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris meg. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. III, 1887.
- 6) — Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. III, 1887.
- 7) Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. IV, 1888.
- 8) — Die Vorgänge der Zellteilung und Befruchtung in ihrer Beziehung zur Vererbungsfrage. Beitr. z. Anthropol. u. Urgeschichte Bayerns, Jahrg. 1888.
- 9) — Zellenstudien, Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris meg. Jena 1888.
- 10) — Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. V, 1889.
- 11) — Zellenstudien, Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena 1890.
- 12) — Befruchtung. Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. I, 1892.
- 13) — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies etc. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg, N. F. Bd. XXIX, 1895.
- 14) — Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.

- 15) BOVERI, TH., Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz-Ber. der phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1896.
- 16) — Die Entwicklung von *Ascaris meg.* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. von KUPFFER, Jena 1899.
- 17) — Zellenstudien, Heft IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena 1900.
- 18) — Merogonie und Ephebogenesis, neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.
- 19) — Ueber die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXIV, 1901.
- 20) — Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. Zool. Jahrbücher, Bd. XIV, 1901.
- 21) — Das Problem der Befruchtung. Jena 1902.
- 22) — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. der phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXV, 1902.
- 23) — Ueber den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.
- 24) Ueber das Verhalten des Protoplasmas bei monocentrischen Mitosen. Sitz-Ber. d. phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1903.
- 25) — Ueber die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz. Verh. d. Deutschen zool. Gesellschaft., 1903.
- 26) — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
- 27) — Zellenstudien, Heft V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, Jena 1905.
- 28) — Eine Anfrage an Herrn und Frau Dr. SCHREINER in Dröbak. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.
- 29) — Ueber Doppelbefruchtung. Sitz-Ber. d. phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1905.
- 30) — und STEVENS, N. M., Ueber die Entwicklung dispermer *Ascariseier*. Zool. Anz., Bd. XXVII, 1904.
- 31) BRAUS, H., Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies. Jen. Zeitschr., Bd. XXIX, 1895.
- 32) CONKLIN, E. G., Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of *Crepidula* and other Gastropoda. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, II. Series, Vol. XII, 1902.
- 33) — Experiments on the origin of the cleavage centrosomes. Biol. Bull., Vol. VII, 1904.
- 34) CORRENS, C., Ueber den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus. Botan. Ztg., 60. Jahrg., 1902.
- 35) — Ueber Vererbungsgesetze, Berlin 1905.
- 36) DRIESCH, H., Entwicklungsmechanische Studien IV. Experimentelle Veränderung des Typus der Furchung und ihre Folgen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LV, 1892.
- 37) — Entwicklungsmechanische Studien V. Ueber die Furchung doppeltbefruchteter Eier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LV, 1892.

- 38) DRIESCH, H., Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von *Echinus microtuberculatus*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
- 39) — Ueber einige primäre und sekundäre Regulationen in der Entwicklung der Echinodermen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. IV, 1897.
- 40) — Ueber rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898.
- 41) — Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeims. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.
- 42) — Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. IV. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. X, 1900.
- 43) — Neue Ergänzungen zur Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeims. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIV, 1902.
- 44) — Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. XI, 1902.
- 45) — Ueber das Mesenchym von unharmonisch zusammengesetzten Keimen der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIX, 1905.
- 46) — Die Entwicklungsphysiologie von 1902—1905. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. XIV, 1905.
- 47) — Studien zur Entwicklungsphysiologie der Bilateralität. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XXI, 1906.
- 48) ERLANGER, R. VON, Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung. II. Biol. Centralbl., Bd. XVIII, 1898.
- 49) FICK, R., Ueber Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVI, 1893.
- 50) — Ueber die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. anatom. Ges. in Tübingen, 1899.
- 51) — Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl., 1905.
- 52) FOL, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. de la Soc. d. Phys. et d'Hist. nat. Genève, T. XXVI, 1879.
- 53) — Arch. d. Sciences phys. et nat., 1883. (Diese Arbeit, in welcher FOL die Befruchtungserscheinungen an narkotisierten Eiern behandelt hat, ist mir nicht zugänglich gewesen).
- 54) — Le quadrille des centres. Arch. d. Sciences phys. et nat., II. Pér., T. XXV, 1891.
- 55) GARBOWSKI, T., Ueber die Polarität des Seeigeleies. Bull. Acad. Scienc. Cracovie, 1905.
- 56) GODLEWSKI, E. jun., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XX, 1906.
- 57) GROSS, J., Ueber einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Centralbl., Bd. XXVI, 1906.
- 58) HAECKER, V., Ueber das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVII, 1902.



- 59) HAECKER, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb., Suppl. VII. Festschrift für A. WEISMANN, 1904.
- 60) HEIDER, K., Vererbung und Chromosomen, Jena 1906.
- 61) HENKING, H., Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LI, 1891.
- 62) — Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV, 1892.
- 63) HERBST, C., Experimentelle Untersuchungen. I. Versuche an Seeigeleiern. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LV, 1892.
- 64) — Ueber die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern etc. Biol. Centralbl., Bd. XIII, 1893.
- 65) — Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. IX, 1900.
- 66) — Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Leipzig 1901.
- 67) — Ueber die künstliche Hervorrufung etc. II. Mitteilung. Mitt. a. d. zool. Station Neapel, Bd. XVI, 1904.
- 68) — Vererbungsstudien I—III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XXI, 1906.
- 69) HERTWIG, O., Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I—III. Morph. Jahrb., Bd. I, 1875, Bd. III, 1877, Bd. IV, 1878.
- 70) — Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.
- 71) — Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.
- 72) — Kritische Betrachtungen über neuere Erklärungsversuche auf dem Gebiete der Befruchtungslehre. Sitz.-Ber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., 1905.
- 73) — u. R., Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien, Jena 1887.
- 74) — R., Ueber Befruchtung und Konjugation. Verh. d. deutschen zool. Gesellsch., 1892.
- 75) — Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. München, Jahrg. 1895.
- 76) — Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. C. GEGENBAUR, Leipzig 1896.
- 77) — Ueber die Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium* Eichhorni. Abh. d. K. bayr. Akad. d. Wiss., II. Kl., Bd. XXIX, 1898.
- 78) — Ueber Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. d. K. bayr. Akad. d. Wiss., Bd. XXXII, 1902.
- 79) — Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße etc. Biol. Centralbl., Bd. XXIII, 1903.

- 80) HERTWIG, R., Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülste. Festschrift für E. HAECKEL, Jena 1904.
- 81) HOFER, B., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr., N. F. Bd. XVII, 1889.
- 82) JENSEN, P., Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie, Jena 1907.
- 83) KOSTANECKI, K., Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigellei. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. VII, 1896.
- 84) — Ueber die Herkunft der Teilungszentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXVIII, 1906.
- 85) LOEB, J., On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (plutei) from the unfertilized eggs of the sea urchin. Americ. Journ. Phys., Vol. III, 1899.
- 86) — Ueber die Befruchtung von Seeigelleiern durch Seesternsamen. PFLÜGERS Arch. XCIX, 1903.
- 87) — Weitere Versuche über heterogene Hybridisation bei Echinodermen. PFLÜGERS Arch., Bd. CIV, 1904.
- 88) — On an improved method of artificial parthenogenesis. (3 Mitteilungen). University of California Publications, Vol. II, 1905.
- 89) — Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig 1906.
- 90) — Ueber die Superposition von künstlicher Parthenogenese und Samenbefruchtung in demselben Ei. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXIII, 1907.
- 91) MAC CLUNG, C. E., The accessory chromosome — sex determinant? Biol. Bull., Vol. III, 1902.
- 92) — The chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Biol. Bull., Vol. IX, 1905.
- 93) MARCUS, H., Ueber die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigelleiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XXII, 1906.
- 94) MONTGOMERY, T. H., A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Transact. Americ. Philos. Soc., Bd. XX, 1901.
- 95) MORGAN, T. H., A study of variation in cleavage. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
- 96) — The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm Eggs. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
- 97) — The production of artificial astrosphaeres. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
- 98) — The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs etc. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VIII, 1899.
- 99) — An alternative interpretation of the origin of gynandromorphous insects. Science, N. S. Vol. XXI, 1905.
- 100) OPPEL, A., Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.

- 101) PETER, K., Ein Beitrag zur Vererbungslehre. Deutsche med. Wochenschr., 1906, No. 31.
- 102) PETRUNKEWITSCH, A., Künstliche Parthenogenese. Zool. Jahrb., Suppl. VII. Festschrift für A. WEISMANN, 1904.
- 103) RABL, C., Ueber Zellteilung. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
- 104) — Ueber „organbildende Substanzen“ und ihre Bedeutung für die Vererbung, Leipzig 1906.
- 106) RHUMBLER, L., Stammen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. IV, 1897.
- 107) ROUX, W., Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 5. VIRCHOWS Arch., Bd. CXIV, 1888.
- 108) RÜCKERT, J., Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. VI, 1891.
- 109) — Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
- 110) — Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte, 1894.
- 111) — Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschrift für C. VON KUPFFER, Jena 1899.
- 112) SCHMIDT, H., Zur Kenntnis der Larvenentwicklung von *Echinus microtuberculatus*. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXVI, 1904.
- 113) SEELIGER, O., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb., Bd. VI, 1893.
- 114) — Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. Archiv für Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
- 115) SELENKA, E., Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. Leipzig 1878.
- 116) STEVENS, N. M., Experimental studies on eggs of *Echius microtuberculatus*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XV, 1902.
- 117) — On the ovogenesis and spermatogenesis of *Sagitta bipunctata*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XVIII, 1903.
- 118) STRASBURGER, E., Ueber Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss., 1904.
- 119) — Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich, Jena 1905.
- 120) ZUR STRASSEN, O., Ueber die Riesenbildung bei *Ascariseiern*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898.
- 121) SUTTON, W. S., On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. Biol. Bull., Vol. IV, 1902.
- 122) — The chromosomes in heredity. Biol. Bull., Vol. IV, 1903.
- 123) TEICHMANN, E., Ueber Beziehungen zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI, 1903.
- 124) VEJDOVSKÝ, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892.
- 125) VERNON, H. M., Cross fertilization among Echinoids. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. IX, 1900.
- 126) VERSLUYS, J., Ueber die Konjugation der Infusorien. Biolog. Centralbl., Bd. XXVI, 1906.
- 127) DE VRIES, H., Befruchtung und Bastardierung, Leipzig 1903



- 128) WILSON, E. B., Archoplasm, centrosome and chromatin in the sea-urchin egg. Journ. of Morph., Vol. XI, 1895.
  - 129) — Experimental studies in cytology. I. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII, 1901.
  - 130) — Experimental studies in cytology. II and III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIII, 1901.
  - 131) — Studies on chromosomes. I—III. Journ. of experiment. Zool., Vol. II, 1905; Vol. III, 1906.
  - 132) ZIEGLER, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. II. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.
  - 133) — Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905.
-

## Tafelerklärung.

### Tafel I.

Fig. 1a—d. Vier zusammengehörige  $\frac{1}{4}$ -Plutei von Strongylocentrotus, durch Isolierung der 4 Blastomeren eines normalen Vierzellenstadiums gewonnen.

Fig. 2a—d. Die 4 Skelettpaare von 4 in gleicher Weise gewonnenen Larven.

Fig. 3. Lebende Gastrula aus einer dispermen  $\frac{1}{4}$ -Blastomere von Strongylocentrotus, in a von der Seite, in b von hinten gezeichnet. c zeigt eine Anzahl kleiner Kalkkörperchen, die nach Behandlung mit Kalilauge hervortraten.

Fig. 4a—d. Die aus den vier Blastomeren eines dispermen Strongylocentrotus-Eies nach etwa 48 Stunden entstandenen Produkte.

Fig. 5a und b. Gastrula mit unpaarem Skelett aus einer  $\frac{1}{4}$ -Blastomere eines dispermen Strongylocentrotus-Eies. Fig. 5c. Stereoblastula mit beginnender Invagination aus einer anderen Blastomere des gleichen Eies.

Fig. 6a—d. Vier  $\frac{1}{4}$ -Larven, aus den voneinander gelösten 4 Blastomeren eines dispermen Strongylocentrotus-Eies.

Fig. 7 und 8.  $\frac{1}{4}$ -Gastrulae von zwei verschiedenen dispermen Echinus-Eiern.

Fig. 9a. Prisma aus einer  $\frac{1}{4}$ -Blastomere eines dispermen Strongylocentrotus-Eies. In b ist das Skelett der gleichen Larve bei anderer Ansicht dargestellt.

Fig. 10a und b. Jungpluteus aus einer  $\frac{1}{3}$ -Blastomere eines dispermen Strongylocentrotus-Eies, in a von der Seite, in b von hinten unten gesehen.

### Tafel II.

Fig. 11. Pluteus aus einem Simultandreier von Strongylocentrotus, a von vorn, c von hinten, d von rechts, i vom Scheitel, k von der Mundseite gesehen; b optischer Querschnitt in der Nähe des Scheitels, e von einem Stück der Wimperschnur; f die rechte, g die linke Wand des Darmes. Vergr. ca. 650. l und m plastische Ansichten, um die Verteilung der drei durch verschiedene Kerngröße unterscheidbaren Larvenbezirke deutlich zu machen. h einige Kerne aus den 3 Bezirken bei etwa 2000-facher Vergrößerung.

Fig. 12. Ein ähnlicher Pluteus aus einem simultan dreigeteilten Ei von Strongylocentrotus, von anderen Eltern. Vergr. ca. 650.

## Tafel III.

Fig. 13. Pluteus aus einem Simultandreier von *Sphaerechinus*, von vorn gesehen. Die Grenze des kleinkernigen Drittels ist durch eine rote Linie markiert. Zu beiden Seiten dieser Grenze, soweit sie auf der Vorderfläche verläuft, sind einige Kerne eingetragen, um den Größenunterschied zu illustrieren.

Fig. 14. Pluteus aus einem Simultandreier von *Strongylocentrotus*, von hinten gesehen. Die roten Linien begrenzen ein durch kleine Kerne unterscheidbares Drittel, welches den Scheitel und den größten Teil der Vorderwand einnimmt.

Fig. 15 a. Pluteus aus einem Simultandreier von *Strongylocentrotus*. Die drei durch die Kerngröße unterscheidbaren Bezirke durch rote Linien abgegrenzt. Fig. 15 b. Kerne aus den drei Larvenbezirken. Vergr. ca. 2000. Fig. 15 c. Das untere Ende des Mundlappens von der vorderen Seite. Vergr. ca. 2000.

Fig. 16—18. Drei Plutei von *Echinus* aus normalbefruchteten Eiern, an denen beim Uebergang vom Zwei- zum Vierzellenstadium in der einen Blastomere die Zellteilung durch Schütteln unterdrückt worden war.

## Tafel IV.

Disperme Dreierlarven, um die in dieser Gruppe vorkommenden Asymmetrien zu veranschaulichen.

Fig. 19. Annähernd symmetrischer Dreierpluteus von *Strongylocentrotus*.

Fig. 20. Asymmetrischer Dreierpluteus von den gleichen Eltern; die drei durch verschiedene Kerngröße unterscheidbaren Larvenbezirke auf der hinteren Seite durch rote Linien abgegrenzt.

Fig. 21 a. Stark asymmetrischer Dreierpluteus von den gleichen Eltern.

Fig. 21 b. Umrisse und Skelett zweier normaler Larven von den gleichen Eltern, von der einen die linke, von der anderen die rechte Hälfte gezeichnet.

Fig. 22. Asymmetrischer Dreierpluteus von *Strongylocentrotus*; die rote Linie markiert die Grenze des durch die Kerngröße unterscheidbaren Scheiteldrittels.

Fig. 23. Dreiergastrula von *Sphaerechinus* mit asymmetrischer Verteilung der Mesenchymzellen und asymmetrischen Skelettanlagen.

Fig. 24. Asymmetrischer Dreierpluteus von *Strongylocentrotus*.

Fig. 25 a. Stark asymmetrischer Dreierpluteus von den gleichen Eltern. Ein rechts gelegenes Drittel durch kleinere Kerne unterscheidbar.

Fig. 25 b. Zwei Normaltypen der gleichen Zucht.

Fig. 26 a. Asymmetrischer Dreierpluteus von *Echinus*.

Fig. 26 b. Zwei Normaltypen der gleichen Zucht.

Fig. 27. Asymmetrischer Darm eines Dreierpluteus von *Sphaerechinus*, vom Scheitel gesehen.

Fig. 28. Asymmetrischer Dreierpluteus von *Strongylocentrotus*.



## Tafel V.

Disperme Dreierlarven mit Skelett- oder Pigmentdefekt. Jede vom After ausgehende Grenzlinie bezeichnet, wenn rot, eine durch verschiedene Kerngröße wirklich nachweisbare, wenn grau, eine mutmaßliche Grenzlinie verschiedener Larvendrittel.

Fig. 29 a. *Strongylocentrotus*; vom linken Skelett nur ein kleiner Stab entwickelt.

Fig. 29 b. Scheitel einer normalen *Strongylocentrotus*-Larve mit stark gekreuzten Scheitelstäben.

Fig. 30. *Strongylocentrotus*; nur das linke Skelett entwickelt.

Fig. 31. *Strongylocentrotus*; das linke Skelett normal, vom rechten nur der Scheitelstab entwickelt.

Fig. 32. *Strongylocentrotus*, gleiche Eltern, wie bei Fig. 31; das linke Skelett fehlt vollständig, dem rechten fehlt der Scheitelstab.

Fig. 33. *Strongylocentrotus*; etwa ein Drittel der Larve ohne Chromatophoren. Der Mitteldarm besteht aus 3 parallelen Röhren.

Fig. 34. *Sphaerechinus*; das linke untere Larvendrittel ohne Chromatophoren.

Fig. 35 a—d. *Sphaerechinus*; in a nach dem konservierten Objekt, in der Ansicht von vorn, um die verschiedene Kerngröße zu zeigen; in b—d frisch nach Formolzusatz, b von links, c von rechts, d von vorn. Ein linkes oberes Drittel ist fast frei von Chromatophoren.

Fig. 35 e. *Sphaerechinus*; zwei Normaltypen von den gleichen Eltern.

## Tafel VI.

Disperme Dreierlarven mit einer normalen und einer verkümmerten Hälfte, vermutlich auf den *Amphiaster-Monaster*-Typus zurückzuführen.

Fig. 41 von *Echinus*, die übrigen von *Strongylocentrotus*.

## Tafel VII.

Fig. 43—50. Dreierlarven mit einem pathologischen Drittel; mit Ausnahme der beginnenden *Echinus*-Gastrula der Fig. 50 von *Strongylocentrotus* stammend.

Fig. 51. Disperme Dreierlarve von *Sphaerechinus* ohne Darm und mit einseitig entwickeltem Skelett.

Fig. 52 und 53. Abnorme Dreierlarven von *Strongylocentrotus*.

## Tafel VIII.

Larven aus viergeteilten dispermen Eiern.

Fig. 54 a. Gesunder *Pluteus* von *Echinus*; b die drei unterscheidbaren Kerngrößen bei ca. 2000-facher Vergrößerung.

Fig. 55. Gesunder Pluteus von Strongylocentrotus.

Fig. 56—68. Partiell pathologische Larven; Fig. 56, 59, 64, 66 und 67 vom Strongylocentrotus, Fig. 57, 58, 60, 61, 62, 63, 65 und 68 von Echinus.

Fig. 60 a. Echinuspluteus mit einem pathologischen Viertel, a vom Scheitel, b von vorn. In c ist ein Stück des Scheitels gezeichnet, wo sich zwischen die zwei verschiedenkernigen Bereiche einige besonders große Kerne einschieben. Fig. d zeigt die im Ektoderm unterscheidbaren drei Kerngrößen, sowie einige der im Innern gelegenen pathologischen Kerne bei etwa 2000-facher Vergrößerung.

### Tafel IX.

Fig. 69—72. Disperme Plutei des Doppelspindel-Typus, aus kugeligen Eiern stammend, alle von Echinus.

Fig. 73 a. Desgleichen, aus einem deformierten Ei. b—g. Einige Entwicklungsstadien des gleichen Objekts.

Fig. 74. Normaler Echinuspluteus von den gleichen Eltern wie die Larve der Fig. 75.

Fig. 75. Völlig gesunder, fast normaler Pluteus aus einem simultan vierteiligen Echinusei, in a von hinten unten, in b von vorn, in c von links, in d im optischen Medianschnitt gezeichnet.

### Tafel X.

Alle Objekte dieser Tafel sind in Pikrin-Essigsäure konserviert und mit Borax- oder Parakarmin gefärbt.

Fig. 76. Normale  $\frac{1}{3}$ -Gastrula aus einer Blastomere eines Simultandreiern von Echinus. Vergr. ca. 650.

Fig. 77. Ein ähnliches Objekt im Beginn der Erkrankung. Vergr. ca. 650.

Fig. 78. Stereogastrula aus einem ganzen simultan dreiteiligen Ei von Strongylocentrotus. Vergr. ca. 650.

Fig. 79. Kranke Blastula aus einem simultan vierteiligen Ei von Echinus; ein Teil der Wand in Gestalt pathologisch veränderter Zellen nach innen verlagert, ein anderer Teil in Auflösung nach außen. Vergr. ca. 650.

Fig. 80. Ein Stück der Wand einer dispermen Viererblastula von Echinus, im Begriff sich nach außen aufzulösen. Vergr. ca. 2000.

Fig. 81. Optischer Schnitt durch ein Stück der Wand eines Dreierpluteus von Strongylocentrotus; neben normalen stark metamorphosierte Kerne, zum Teil schon nach innen getreten. Vergr. ca. 2000.

Fig. 82. Optischer Schnitt durch ein Stück der Wand einer Vierer-Blastula von Echinus; Austritt erkrankter Zellen in die Blastulahöhle. Vergr. ca. 2000.

Fig. 83 und 84. Desgleichen.

Fig. 85a. Ein Stück Wand einer dispermen Vierer-Blastula von *Echinus*, von außen gesehen. Einige Kerne zeigen den Beginn der Erkrankung, andere ein späteres Stadium. b und c. Zwei erkrankte Kerne aus dem gleichen Blastulabereich. Vergr. ca. 2000.

Fig. 86. Ein ähnliches Objekt, bei gleicher Vergrößerung.

Fig. 87. Desgleichen. Der stark deformierte Kern ist einer Vakuole angeschmiegt, die vermutlich aus ihm entstanden ist. Vergr. ca. 2000.

Fig. 88. Desgleichen. Die Kerne sind in Färbung und Struktur von dem umgebenden Plasma kaum zu unterscheiden. (Der Kontrast ist in der Lithographie noch zu stark.) Vergr. ca. 2000.

Fig. 89. Desgleichen. Ähnliche Zustände wie in Fig. 85, aber an viel kleineren Kernen. Vergr. ca. 2000.

Fig. 90. Desgleichen. Die Erkrankung äußert sich hier in der Weise, daß die Kerne zu homogenen, etwas glänzenden, schwach färbbaren Kugeln werden. Vergr. ca. 2000.

Fig. 91. Desgleichen. Viele Zellen mit kompakten Chromosomen, die aber nicht zu Teilungsfiguren angeordnet sind; diese Zellen, unregelmäßig gestaltet, scheinen größere und kleinere Teile mit einigen Chromosomen abzuschneiden. Ueberall zwischen den typischen Kernen sieht man kleine Chromatinballen, zum Teil in besonderem Plasmakörper. Vergr. ca. 2000.

Fig. 92—95. Verschiedene Typen von Kernen, wie sie im Innern dispermer Larven gefunden werden; sämtlich aus Vierer-Blastulae von *Echinus*. Vergr. ca. 2000.

Fig. 96. Halbmondkerne aus einer Monasterlarve von *Strongylocentrotus*. Vergr. ca. 2000.

Fig. 97. Pathologische Zellen und deren Zerfallsprodukte aus einem dispermen Vierer-Pluteus von *Echinus*. Vergr. ca. 2000.



**Regeneration und Transplantation.** Von **E. Korschelt**, Professor der Zoologie in Marburg. Mit 144 Textfiguren. 1907. Preis: 7 Mark.

**Vorträge über botanische Stammesgeschichte**, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik von **J. P. Lotsy**. Erster Band: **Algen und Pilze**. Mit 430 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Syphonomyces. 5. Multizelluläre monoenergide Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Pletasciae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Entuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. — Namenregister.

**Vorlesungen über Deszendenztheorien** mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden von **Dr. J. P. Lotsy**. Erster Teil. Mit 2 Tafeln u. 124 Textfiguren. 1906. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung, 1906, Nr. 5:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum übersehbar und deshalb ist Lotsys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freuden zu begrüßen.

Frankfurter Zeitung, 1906:

Es kann also das Buch allen denen empfohlen werden, die sich für die Theorien von der Entstehung der Arten, der Anpassung, der Variation und Vererbung interessieren.

**Die Hymenopteren Mitteleuropas.** Nach ihren Gattungen und zum grossen Teil auch nach ihren Arten analytisch bearbeitet. Von Prof. Dr. **Otto Schmiedeknecht**, Custos des F. Naturalienkabinetts in Rudolstadt. Mit 120 Figuren im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

**Einführung in die Deszendenztheorie.** Sechs Vorträge, gehalten von **Karl Camillo Schneider**, a. o. Prof. der Zoologie an der Universität Wien. Mit 2 Tafeln, einer Karte und 108 teils farbigen Textfiguren. 1906. Preis: 4 Mark.

Frankfurter Zeitung vom 25. Nov. 1906:

Schneiders Vorträge geben einen guten Ueberblick über den heutigen Stand der Abstammungsfrage; sie bieten in konzentrierter Form ein reiches Material dar. ... Wer sich mit diesen Fragen schon etwas beschäftigt hat, wird mancherlei Anregung finden; er wird sich vor allem an der Hand dieses Buches bequem darüber orientieren, wie die einzelnen Unterprobleme der Deszendenztheorie ineinander greifen und in welchem Verhältnis sie zur Hauptfrage der Abstammung stehen.

**Temperatur und Zustand des Erdinnern.** Eine Zusammenstellung und kritische Beleuchtung aller Hypothesen. Von Dr. **Hermann Thiene**, Assistent am mineralog. Institut der Universität Jena. 1907. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Zoologisches Wörterbuch.** Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke verfasst von Dr. E. Bresslau, Privatdozent in Strassburg i. E., Professor Dr. J. Eichler in Stuttgart, Professor Dr. E. Fraas in Stuttgart, Professor Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Professor Dr. H. E. Ziegler in Jena, herausgegeben von Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Jena. Erste Lieferung. A—F. Seite 1—208. Mit 196 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 3 Mark.

# Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.

Herausgegeben von

**Dr. Oskar Hertwig,**

o. ö. Prof., Direktor des anatomisch-biologischen Instituts in Berlin.

Mit 3236 Abbildungen im Text.

**Preis des ganzen Werkes: 135 Mark, geb. 150 Mark.**



## **Inhalt:**

- Bd. I.** Teil 1, I. Hälfte: O. Hertwig, Einleitung und allgemeine Literaturübersicht. Waldeyer, Geschlechtszellen. R. Hertwig, Eireife, Befruchtung und Furchungsprozeß. O. Hertwig, Lehre von den Keimblättern. O. Hertwig, Mißbildungen und Mehrfachbildungen. Mit 244 Abbildungen. Preis: 32 Mark, geb. 34,50 Mark.
- Bd. I.** Teil 1, II. Hälfte und Teil 2: Rückert u. Mollier, Entstehung der Gefäße und des Blutes. Keibel, Aeußere Körperform. Schauinsland, Eihäute der Reptilien und Vögel. Strahl, Embryonalzellen der Säuger und die Placenta. Mit 886 Abbildungen. Preis: 21 Mark, geb. 23,50 Mark.
- Bd. II.** Teil 1 und 2: Göppert, Mund, Mundhöhle mit Drüsen und Zunge, Schwimmblase, Lunge und Kehlkopf. Maurer, Darmsystem. W. Krause, Haut und ihre Nebenorgane. Burckhardt, Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle. Peter, Geruchsorgan und Jacobsonsches Organ. Peter, Aeußere Nase und Gaumen. R. Krause, Gehörorgan. Froiep, Auge. Mit 507 Abbildungen. Preis: 23,50 Mark, geb. 26 Mark.
- Bd. II.** Teil 3: v. Kupffer, Morphogenie des Zentralnervensystems. Ziehen, Morphogenie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. Mit 568 Abbildungen. Preis: 20 Mark, geb. 22,50 Mark.
- Bd. III.** Teil 1: Maurer, Muskelsystem und elektrische Organe. Felix und Bühler, Harn- und Geschlechtsorgane. Poll, Nebennierensysteme. Mit 509 Abbildungen. Preis: 28,50 Mark, geb. 31 Mark.
- Bd. III.** Teil 2 und 3. Flemming, Histogenese der Stützsubstanzen der Binde substanzgruppe. Hochstetter, Blutgefäßsystem. Braus, Extremitäten und Extremitätenskelett. Schauinsland, Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Gaupp, Kopskelett. Barfurth, Regenerationen der Wirbeltierembryonen. Keibel, Entwicklungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwicklung. O. Hertwig, Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie. Mit 522 Abbildungen. Preis: 34 Mark, geb. 36,50 Mark.

6692

# JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER  
MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT  
ZU JENA

---

**DREIUNDVIERZIGSTER BAND**  
NEUE FOLGE, SECHSUNDDREISSIGSTER BAND  
ZWEITES HEFT

MIT 8 TAFELN, 11 KURVEN UND 16 FIGUREN IM TEXT

---

Inhalt:

SCHILLER, IGNAZ, Ueber den feineren Bau der Blutgefäße bei den Arenicoliden. Hierzu Tafel XI—XIII.

HANEL, ELISE, Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea.

ROLLE, GUSTAV, Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Hierzu Tafel XIV u. XV.

EGGELING, H., Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen. Hierzu Tafel XVI—XVIII.

ADLOFF, Zur Frage der Konkreszenztheorie.

PREIS: 18 MARK



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1907

---

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.  
Ausgegeben am 18. Dezember 1907.



**Zellen-Studien.** Von Dr. **Theodor Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1887. Mit 4 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1888. Mit 5 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark 50 Pf. — Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. 1890. Mit 3 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark. — Heft IV. Ueber die Natur der Centrosomen. 1901. Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Textfiguren. Preis: 15 Mark. — Heft V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. 1905. Mit 2 lithographischen Tafeln und 7 Textfiguren. Preis: 4 Mark. — Heft VI. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. 1907. Mit 10 Tafeln und 73 Figuren im Text. Preis: 30 Mark.

**Das Problem der Befruchtung.** Von Dr. **Th. Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Mit 19 Abbildungen im Text. 1902. Preis: 1 Mark 80 Pf.

**Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns.** Von Dr. **Th. Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Mit 75 Abbildungen im Text. 1904. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Die Tiefsee-Fische.** Bearbeitet von Prof. Dr. **August Brauer** in Berlin. I. Systematischer Teil. Mit 16 Tafeln, 2 Karten und 176 Figuren im Text. 1906. Preis: 140 Mark (für Abnehmer des Gesamtwerkes „Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition“: 120 Mark). (Bildet zugleich Bd. XV, Lfg. 1 der „Wissenschaftlichen Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898—99“, herausgegeben von Geheimrat Prof. Dr. Carl Chun, Leiter der Expedition.)

Durch die Expedition ist die Kenntnis namentlich der bathypelagischen Fische ausserordentlich erweitert worden. Von den 90 Gattungen und 206 Arten gehören zu ihnen 60 Gattungen und 151 Arten, und 14 Gattungen und 54 Arten sind neu. Aber nicht nur in quantitativer Hinsicht ist ein grosser Gewinn erzielt, sondern auch in qualitativer, indem neue biologisch ausserordentlich interessante und für allgemeine Fragen wichtige Formen gefangen wurden, die zu einer Fülle von neuen Fragen, die die Tiefsee bietet, führen. Einen nicht geringen Vorzug hat diese Bearbeitung vor früheren, nämlich den einer ganz vorzüglichen farbigen Abbildung der neuen und vieler schon bekannt gewesener Formen. Diesem wichtigen Teile der Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, dem Werke von Brauer über die Tiefsee-Fische, werden viele ein Interesse entgegenbringen, die auf die Anschaffung des ganzen vielbändigen Unternehmens verzichten müssen.

**Die blutsaugenden Dipteren.** Leitfaden zur allgemeinen Orientierung, mit besonderer Berücksichtigung der in den deutschen Kolonien lebenden Krankheitsüberträger. Von Dr. **Karl Grünberg**, Assistent am zoologischen Museum zu Berlin. Mit 127 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 4 Mark 50 Pf.

**Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie.** Von Dr. **Paul Jensen**, Professor an der Universität Breslau. Mit 5 Figuren im Text. 1907. Preis: 5 Mark.

**Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von Dr. **Julius**

**Kotlmann**, o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Basel. 1907. Preis des vollständigen Werkes (2 Teile) 26 Mark, geb. 30 Mark. Erster Teil: Progenie, Blastogenie, Adnexa embryonis, Forma externa embryonum, Embryologia ossium, Embryologia musculorum. Mit 340 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte. Zweiter Teil: Embryologia intestinorum, Embryologia cordis et vasorum, Embryologia cerebri et nervorum, Organa sensuum, Nomina auctorum, Index rerum, Index auctorum. Mit 429 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte.

# Ueber den feineren Bau der Blutgefäße bei den Arenicoliden.

Von

**Ignaz Schiller** aus Odessa.

Hierzu Tafel **XI—XIII** und 2 Figuren im Text.

Nach der umfassenden bibliographischen Zusammenstellung, welche von Prof. LANG in den Beiträgen zu einer Trophocöltheorie gegeben wurde, will ich hier von einer eingehenden Besprechung der ganzen Literatur Abstand nehmen und nur diejenigen Schriften erwähnen, welche sich speziell mit Arenicoliden beschäftigen.

In erster Linie kommt in Betracht die im Jahre 1900 erschienene Monographie von GAMBLE und ASHWORTH, betitelt „The Anatomy and Classification of the Arenicolidae, with some Observations on their post-larval Stages“. Die Gefäße sind dort mehr von der anatomischen als von der histologischen Seite untersucht worden, aber immerhin habe ich darin viele für mich nützliche Angaben finden können.

Dann folgen BERGH'S Beiträge zur vergleichenden Histologie, dessen Untersuchungen nach den Methoden der modernen Technik ausgeführt wurden. Was aber speziell die Gefäße der Arenicoliden betrifft, so ist BERGH selbst nicht zu einer eingehenden Schilderung der Verhältnisse gekommen. Endlich muß ich die neulich erschienene Arbeit von LILLIE, „The Structure and Development of the Nephridia of Arenicola cristata“, erwähnen, die mir von besonderer Nützlichkeit war.

## **Arenicola Grubei.**

Bei der Betrachtung des feineren Baues der Gefäße muß ich verzichten auf eine eingehende Berücksichtigung der groben Anatomie der einzelnen Gefäße; denn diese Frage allein ist ein Thema für eine spezielle Arbeit. Die Topographie muß hier nur berücksichtigt werden, insofern sie für das Verständnis der Histologie

für uns notwendig ist. Ich beginne mit der Beschreibung des dorsalen Gefäßes.

### Das dorsale Gefäß.

nimmt seinen Ursprung in der Nähe des Anus, läuft längs des Darmes und endigt in der Kopfregion, wo es sich in feine Gefäße und Kapillaren verteilt. In seinem Verlaufe giebt es Schlingen ab, welche den Darm umgeben und in das ventrale Gefäß einmünden. In der Kiemenregion, je nach der Art, bekommt das dorsale Gefäß entweder von allen Kiemenpaaren oder von einer Anzahl derselben die Kiemengefäße. Das dorsale Gefäß steht in keiner Kommunikation mit dem später zu besprechenden paarigen Herzen.

**Kopfregion.** Die feinsten Zweige, in welche sich das dorsale Gefäß in der Kopfregion zerteilt, zeigen uns, wie auf der Fig. 1 zu sehen ist, folgenden Bau: sie bestehen nur aus zwei Wandungen, — aus einer äußeren, ganz dünnen, nur bei stärkster Vergrößerung sichtbaren, bindegewebigen, und aus einer inneren, etwas dickeren, der Intima. Die Kerne der bindegewebigen Schicht sind groß, etwas oval und voneinander weit entfernt. Die Fig. 1 zeigt uns in b einen Quer- und in a einen Längsschnitt eines solchen kleinen Gefäßes. Wir sehen, daß bei einem Querschnitte nur ein solcher Kern getroffen ist.

Die Intima ist eine homogene, glatt verlaufende Membran. Im Lumen des Gefäßes befinden sich hier und da Blutkörperchen, die fast immer ihre Lage in der Mitte des Gefäßes haben, seltener sind sie zu der Intima gedrängt.

Im Bereiche der Diaphragmata (das sind stark entwickelte Dissepimente, 3 an der Zahl, welche sich in der Kopfregion erhalten haben) nimmt das dorsale Gefäß folgende Gestalt (Fig. 2) an: nach außen wird es von einem netzartigen Bindegewebe mit rundlichen Kernen umgeben, welches direkt in die beiden Lamellen des noch in dieser Region erhaltenen dorsalen Mesenteriums übergeht. Der am nächsten zum Lumen des Gefäßes gelagerte Teil dieses Bindegewebes ist mit einer braunen, feinkörnigen Substanz ausgefüllt und macht den Eindruck von Chloragogenzellen, hat aber mit diesen nichts zu thun.

Die dem Bindegewebe folgende Schicht ist die der Muskulatur und besteht aus dicken Ringmuskelfasern. Eine Längsmuskulatur konnte ich nicht nachweisen. Zuletzt kommt die Intima, eine



dünne, in so zahlreiche Falten gelegte Membran, daß es auch mit der stärksten Vergrößerung fast unmöglich ist, ihren Verlauf, wenn auch nur auf einer kleinen Strecke, zu verfolgen. Ueber die Natur dieser Intima werden wir im embryologischen Teile dieser Arbeit ins klare kommen.

Mittlere und Schwanzregion. In der mittleren und kaudalen Region zeigt das dorsale Gefäß einen wesentlichen Unterschied im Bau. Nach außen (s. Fig. 3, 6) wird es von einem Peritoneum mit flachen Zellen umgeben. Dieses Peritoneum geht aber an einer Stelle — in der dorsalen Mittellinie — in ein netzartiges Gewebe über. Dem Peritoneum folgt eine Ringmuskelschicht, zu welcher sich nur in der dorsalen Mittellinie ein Bündel von Längsmuskelfasern gesellt. Diese Fasern bilden einen dicken Strang, welcher die Rückenseite des Gefäßes durchzieht und schon mit Lupenvergrößerung zu sehen ist (Fig. 12). Schließlich folgt die Intima, eine dünne, glatt verlaufende, homogene Membran.

Das Peritoneum. Auf Fig. 10 ist das Peritoneum nach einem Flächenpräparate eingezeichnet. Es besteht aus polygonal begrenzten, protoplasmareichen Zellen, die eine gewölbte Oberfläche zeigen. Die Kerne sind rund und färben sich leicht mit Eisenhämatoxylin. Zellteilungen habe ich nie beobachten können.

Die Muskulatur. Um ein richtiges Verständnis für die Verteilung der Muskulatur auf dem dorsalen Gefäße zu bekommen, müssen wir ein Ausbreitungspräparat zu Hilfe nehmen. Dasselbe ist auf Fig. 4 gezeichnet und ist aus der mittleren Region des Körpers eines erwachsenen Tieres entnommen. Wir gewinnen bei der Betrachtung mit schwacher Vergrößerung folgendes Bild: Das ganze Gefäß wird von ringförmigen, ganz parallel zueinander verlaufenden Fasern umspinnen. Nur an einer Stelle — in der dorsalen Mittellinie — werden die Ringfasern von den Längsfasern gekreuzt. Diese Fasern bilden den eigentlichen Muskelstrang. Die Ringmuskelfasern unterscheiden sich ihrem Baue nach vollständig von den Längsmuskelfasern und sollen deshalb besonders besprochen werden.

Die Ringmuskelfasern. Die so genau parallel verlaufenden Ringmuskelfasern sind nicht von gleicher Dicke, sondern unterscheiden sich sehr beträchtlich voneinander. Eine große Anzahl von dünnen Fasern wird von dickeren umschlossen, und es zeigt sich eine gewisse Regelmäßigkeit in der Verteilung, obwohl die

Zahl der umschlossenen Fasern nicht immer die gleiche ist (Fig. 7). Diese Fasern verhalten sich im ruhenden Zustande ganz anders als im kontrahierten Zustande. Während sie in der Ruhe einen hellen, protoplasmareichen Inhalt haben, einen auf der Seite gelagerten Kern, und keine Differenzierung in Fibrillen nachweisen lassen, bekommen sie während der Kontraktion ein Aussehen von quergestreiften Muskelfasern, und es bedarf einer sorgfältigen Untersuchung, um einer derartigen Verwechslung zu entgehen. Durch Einwirkung von Säuren gelang es mir, nachzuweisen, daß die „Querstreifung“ durch den spiraligen Verlauf der einzelnen Fibrillen hervorgerufen wird, und daß jede Fibrille frei von jeglicher Streifung ist. Die wahre Natur solcher anscheinend quergestreiften Muskelfasern ist schon von vielen Autoren bei verschiedenen Tieren hervorgehoben worden. Ueber diese Erscheinung schreibt HEIDENHAIN in seinem ausführlichen Referate über die glatten Muskelfasern folgendes:

„Eine quere Linierung der glatten Muskelzellen, welche an Querstreifung erinnert, wird durch zufällige Umstände hervorgerufen. Ich erwähne kurz folgende Trugbilder: 1) eine Querkaltung der glatten Muskelfasern, welche bei der Betrachtung in gerader Aufsicht und unter schwachen Systemen eine wahre Quergliederung vortäuschen kann, tritt leicht auf, wenn beim Uebergang vom kontrahierten zum erschlafften Zustande kein dehnendes Moment vorhanden ist, welches die Fasern auf die natürliche Länge zurückführt (P. SCHULTZ). Dieses dehnende Moment ist meiner Meinung nach im natürlichen Zustande des Körpers durch die normale Querspannung des Bindegewebes gegeben. Die Stauchung und Querkaltung der Faserzellen, welche beim Mangel der Wiederausdehnung in unseren Präparaten so leicht eintritt, wurde schon vor langen Jahren (1861) von R. HEIDENHAIN gesehen und mit hübschen Abbildungen belegt. 2) Eine Quersgmentierung der kontraktile Faserzellen kann ebenso leicht vorgetäuscht werden durch eine massenhafte regelmäßige Aufeinanderfolge von Kontraktionsnoten“.

Jede Muskelfaser zeigt einen prismatischen Bau, was auf Fig. 11 abgebildet ist. Diese Figur stammt aus einem Längsschnitte etwas schräg durch ein dorsales Gefäß, und die getroffenen Muskelfasern zeigen den Bau eines dreikantigen Prisma.

**Längsmuskelfasern.** Die Längsmuskelfasern (der Muskelstrang) verlaufen auch parallel zueinander, aber nicht mit der nämlichen Genauigkeit wie die Quermuskelfasern. Sie sind sehr

dicht zusammengedrängt, lassen sehr leicht ihren fibrillären Bestand nachweisen und zeigen niemals eine falsche Querstreifung, wie wir sie vorher bei den Ringmuskelfasern kennen lernten. Es sind typische glatte Muskelfasern, wie sie im ganzen Körper des Tieres vorkommen, und zeigen eine besonders rasche Färbbarkeit. Die Kerne liegen immer auf der Oberfläche, niemals im Innern der Fasern.

Das Bindegewebe. BERGH erwähnt bei seiner Beschreibung der Gefäße von *Arenicola* auch das Bindegewebe, indem er folgendes zu sagen weiß: „Bei *Arenicola* Grubei zeigt auch das Rückengefäß den typischen Bau. Innerhalb des Peritonealepithels findet sich eine Schicht von Ringmuskulzellen und ein Bindegewebe, das als Grundlage der dünnen, homogenen, in Säurefuchsin sich rot färbenden Intima erscheint . . .“ Diese Angabe ist, insofern sie das Bindegewebe betrifft, durchaus unrichtig. Das im dorsalen Gefäße vorkommende Bindegewebe ist, wie wir später im zweiten Teil dieser Arbeit sehen werden, nichts anderes als ein Ueberrest des früher sehr mächtig entwickelten Embryonalgewebes und ist nur zwischen der Muskulatur und dem Peritoneum erhalten. Wir müssen aber zwei Regionen, welche sich scharf voneinander unterscheiden, ins Auge fassen: die besonders mächtig entwickelte Region des Muskelstranges und die übrige, das ganze Gefäß ringsherum umfassende Region. Im netzartigen Bindegewebe des Muskelstranges kommen eigentümliche Zellen vor: bipolare oder multipolare Zellen mit einem mit feinkörniger Substanz überfüllten Kerne (Fig. 8). Diese Zellen anastomosieren miteinander und bilden ein Netz, welches sich über die ganze Länge des Muskelstranges erstreckt. Im Bindegewebe des übrigen Teiles des Gefäßes treten diese Zellen nicht mehr auf; aber es kommen dort andere zum Vorschein, nämlich (Fig. 9) kleine, birnförmige Zellen mit langen Fortsätzen, welche alle parallel der Längsachse des Gefäßes verlaufen und miteinander durch kleine, in verschiedenen Richtungen verlaufende Fortsätze anastomosieren. Ich bezweifle, daß alle hier beschriebenen Gebilde wirklich die Zellen des Bindegewebes repräsentieren. Es könnte wohl möglich sein, daß die auf dem Muskelstrange (auf der dorsalen Medianlinie) des Gefäßes vorkommenden Zellen Elemente nervöser Natur wären. Für eine solche Annahme spricht z. B. die Tatsache, daß die Stelle des Gefäßes durch besondere Reizbarkeit gekennzeichnet ist: es genügt schon, mit einer feinen Nadel die Stelle zu berühren, um sofort eine Kontraktion des Gefäßes hervorzurufen.



Außerdem zeichnen sich diese Zellen durch ihre Färbbarkeit mit spezifischen Farbstoffen, z. B. Methylviolett, Methylblau und APATHYS Hämatein A aus. Würde diese Vermutung sich bestätigen (es fehlt mir jetzt zum Beweise das nötige frische Material), so würden wir es hier mit einer interessanten vergleichend-anatomischen Tatsache zu tun haben.

Hier treten wir in das Bereich einer weitgehenden Kontroverse; — denn die Frage über die Innervation der Gefäße bei verschiedenen Tiergruppen ist eine vielumstrittene. Ueber die Innervation der Gefäße bei den Anneliden gibt es meines Wissens außer einigen flüchtigen Bemerkungen von VEJDovsky keine bemerkenswerten Angaben.

Bei den Arthropoden, und zwar bei Peripatus und bei Iuliden, verläuft an der dorsalen Herzwand ein medianer Längsnerv. — GROBBEN beschreibt in seiner Arbeit über den Bulbus arteriosus etc. der Lamellibranchiaten „ein Netzwerk körniger Substanz, welches sich kontinuierlich von Muskelbalken zu Muskelbalken verfolgen läßt.“ Er fügt hinzu: „Die Zugehörigkeit des eben beschriebenen Netzwerkes zum Bindegewebe scheint mir im höchsten Grade wahrscheinlich, da einer anderen Deutung — und es wäre zunächst nur an ein Nervennetz zu denken — manche Schwierigkeiten entgegenstehen.“

In seiner im Jahre 1884 erschienenen Arbeit über marine Rhipidoglossen, wo er sich besonders mit Haliotis, Turbo, Trochus und Fissurella beschäftigte, schreibt HALLER folgendes: „Es findet sich in der Herzwand, teilweise auf der Herzmuskulatur, teilweise mit Muskelbündeln verflochten, ein Netzwerk nervöser Natur, dessen Knotenpunkte tri- bis quadripolare Zellen einnehmen. Letztere können sich dann mit größeren bipolaren Ganglienzellen verbinden, deren Protoplasmafortsätze in je einem Muskelkern endigen.“ Diese Angabe wird durch die neulich erschienenen Untersuchungen von J. SPILLMANN als unrichtig bezeichnet, indem er alle die beschriebenen Ganglienzellen, zurückweisend auf die Abhandlung von BROCK, für interstitielles Bindegewebe zu halten geneigt ist.

Beim Amphioxus und den Wirbeltieren tritt diese Frage wieder in den Vordergrund. Beim Amphioxus glauben die einen in der Vene (ZARNIK, BURKHARDT), bei den Wirbeltieren in den Kapillaren (LEONTOWITSCH, DOGIEL) nervöse Elemente zu sehen; andere Autoren halten diese Elemente für Bindegewebszellen.

### Das Bauchgefäß.

Das ventrale Gefäß durchzieht den Körper ganz frei von den benachbarten Gefäßen, also vom Blutsinus, resp. Darmgefäßnetz und vom Subintestinalgefäß; es ist von diesen ganz abgesondert und steht nur durch eine dünne, noch zu besprechende Membran mit der Splanchnopleura in Verbindung. Was die Kontraktion anbelangt, so ist es mir in keinem von mir untersuchten Falle gelungen, sie makroskopisch wahrzunehmen. Das Gefäß verhält sich ganz passiv, zeigt keine sichtbare Bewegung und reagiert auf keine äußeren Reize. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergibt sich aber, daß das Gefäß auch eine — wenn gerade nicht sehr große — Kontraktion erfährt, die seinen Querschnitt aus einem kreisrunden in einen unregelmäßigen verwandelt und das eingeschlossene Blut nach der einen oder anderen Richtung verschiebt. Die Wandungen des ventralen Gefäßes sind im ganzen Verlaufe immer die gleichen: zunächst ein in Chloragogenzellen umgewandeltes Peritoneum, dann kommt eine Schicht von Längs- und Ringmuskelfasern und schließlich eine dicke, sich mit der Kontrollfärbung (VAN GIESON) intensiv rot färbende Intima. Dicht an die Intima gedrängt befinden sich die Blutkörperchen, die ihr ein endothelartiges Aussehen verleihen. Sie treten stellenweise in ganzen Haufen vereinigt auf, und ihrem Kerne nach befinden sie sich in einem degenerierten Zustande (Fig. 29) [s. unten].

Das Peritoneum ist durch Chloragogenzellen vertreten. Die Zellen erscheinen auf dem Querschnitte (Fig. 13) als längliche große Gebilde mit einem großen Kern an der Basis und mit kleinen bräunlichen, stark lichtbrechenden Körnchen, die im ganzen Protoplasma ziemlich regelmäßig zerstreut sind. Die in toto präparierten Zellen erscheinen auf einem Ausbreitungspräparat (Fig. 16) bei der Betrachtung von oben als hohe, polygonale Zellen. Diese Zellen umgeben fast das ganze ventrale Gefäß. An der Stelle, wo sich das Gefäß mit der Splanchnopleura verbindet, gehen die Chloragogenzellen allmählich in ein flaches Peritonealepithel (Fig. 13) der beiden Lamellen des Mesenteriums über, welches von beiden Seiten seine Zellen trägt.

Die Muskulatur des ventralen Gefäßes besteht aus rings- und längsverlaufenden Muskelfasern, die sich voneinander durch die Natur der Fibrillen unterscheiden. Betrachten wir Fig. 17, so bekommen wir folgendes Bild: Die Ringmuskelfasern umziehen das ganze Gefäß in regelmäßigen Abständen; es sind Fasern gleicher

Dicke. Diese Abstände sind bedeutend größer als diejenigen zwischen den einzelnen Fasern des Rückengefäßes. — Was den feineren Bau dieser Fasern anbetrifft, so gehören sie zu denjenigen, welche die Querstreifung vortäuschen. In allen von mir untersuchten Fällen zeigten die einzelnen Fibrillen immer den kontrahierten, spiraligen Zustand. Dorsal und ventral ist das Gefäß durch wenige Fasern von Längsmuskulatur durchzogen, die den typischen Charakter der glatten Muskulatur nachweisen lassen. Diese Fasern bilden zwei Muskelstränge: einen dorsalen und einen ventralen (Fig. 17).

Die Intima und die Blutkörperchen. Wie schon früher erwähnt, schmiegen sich der Intima des ventralen Gefäßes Blutkörperchen an, die ein Endothel vortäuschen. Diese Erscheinung wurde schon längst von vielen Autoren bei verschiedenen Annelidengruppen beschrieben und beobachtet. Kürzlich wurde diese Erscheinung wieder in Frage gestellt, und zwar durch Vedovsky („Zur Hämoecöltheorie“), indem derselbe sagt: „Es ist sonderbar — und ich habe das schon einmal hervorgehoben — daß die vermeintlichen Blutkörperchen nur dicht der innersten Gefäßschicht anliegen sollten, während man sie in der Blutflüssigkeit selbst nicht findet.“ Diese Bemerkung ist in Bezug auf unseren Fall nicht zutreffend. Die Figg. 14 und 15 zeigen deutlich, wie ein sogenanntes Endothel zu stande kommt. Der Prozeß vollzieht sich in folgender Weise: Nachdem sich das Lumen des Gefäßes durch Kontraktion von der Flüssigkeit befreit hat, bleibt eine dünne Schicht derselben an der Innenfläche der Intima zurück. Die Blutkörperchen bekommen, nachdem alles Blut um sie herum aus dem Lumen weggeschoben worden ist, auch um ihre Peripherie eine dünne Schicht von Flüssigkeit, dank welcher sie sich mit der Intima verkleben. Die feine Membran, welche vom Reste der Blutflüssigkeit gebildet wird, und die auf ihr aufsitzenden Blutkörperchen mit ihrem auch aus Blutflüssigkeit gebildeten Ueberzug täuschen bei der Betrachtung mit schwachen Linsen vollständig ein Endothel vor. Die Behauptung, daß die Blutkörperchen nur am Rande der Intima und niemals im Zentrum zu sehen sind, kann ich nicht bestätigen.

Das Bindegewebe fehlt im ventralen Gefäße vollständig. Die Vermutung, daß ein solches dem Gefäße unbedingt zukommen müsse (BERGH), ist unberechtigt. In allen von mir angefertigten Ausbreitungs- und Schnittpräparaten ergab es sich, daß außer dem Chloragogen, der Muskelschicht und der Intima keine andere

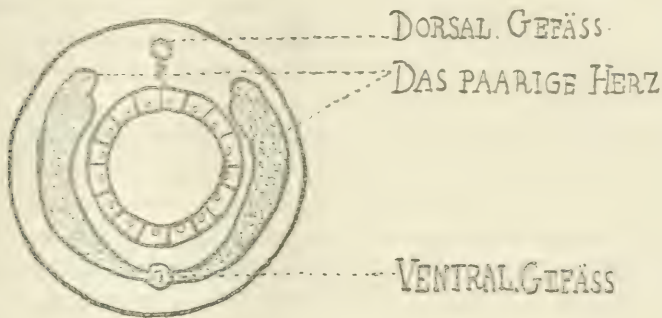


Schicht diesem Gefäße zukommt. Die Intima erscheint immer als eine strukturlose, durchsichtige Membran.

### Das paarige Herz und die Herzkörper.

(Vordere Körperregion.)

Das paarige Herz repräsentiert zwei kleine, kontraktile, lappige Gebilde, die in einer direkten Kommunikation mit den ventralen Gefäßen stehen. Sie beginnen seitlich am ventralen Gefäß, umgeben den Magen, und mit ihrem dicken, angeschwollenen Teil nähern sie sich dem dorsalen Gefäß, mit welchem sie sich aber in keiner Kommunikation befinden. Das Schema soll diese Verhältnisse klarlegen.



Textfig. 1.

Das paarige Herz beginnt mit einem dünnen Trichter, welcher (Fig. 23) die direkte Fortsetzung des ventralen Gefäßes repräsentiert, und den ich bei der Beschreibung als Ductus bezeichnen werde. Bei der Kontraktion des Herzens erfährt er fast keine sichtliche Veränderung und hat keine propulsatorische Bedeutung, Diese Bedeutung kommt nur dem Herzen zu, das sich sehr beträchtlich erweitern und dann wieder verkleinern kann. Die lappige Gestalt wird durch Einbuchtungen der äußeren Wand in das Innere des Herzens hervorgebracht. Durch diese Erscheinung werden die eigentlichen Herzkörper, viele an der Zahl, im Innern des Herzens gebildet. Diese Herzkörper sind Räume, welche Zellen von verschiedener Gestalt und Dimension in sich einschließen, und deren physiologische Bedeutung für mich durchaus unklar geblieben ist. Sie treten besonders häufig auf in der mittleren Region und an der Stelle, wo der Ductus in das eigentliche Herz übergeht. Die Wandungen des paarigen Herzens sind die

folgenden: Peritoneum, Bindegewebe, Muskulatur und Intima. Den Herzkörpern kommen auch alle diese Schichten zu, nur in umgekehrter Reihenfolge.

Das Peritoneum besteht aus denselben platten, epithelialen Zellen, wie beim dorsalen Gefäße; nur scheinen die einzelnen Zellen etwas kleiner zu sein. Diese Zellen des Epithels gehen allmählich (Fig. 21) in das Chloragogen über, dessen Zellen hier etwas niedriger sind als auf dem ventralen Gefäß und auf dem Querschnitt fast vollständig kreisrund erscheinen.

Die Muskulatur. Bezüglich der Verteilung und der Anordnung (Fig. 22) der Muskulatur müssen wir zwei Regionen ins Auge fassen: die eine ist die Region des distalen, lappenförmigen erweiterten Teiles des paarigen Herzens, die andere die des proximalen, mit dem ventralen Gefäß vereinigten Teiles (die Region des Ductus). Diese beiden Regionen unterscheiden sich wesentlich voneinander. In der ersten Region nimmt die Muskulatur eine sehr eigenartige Anordnung an: Parallel verlaufende Fasern werden von in verschiedenen Richtungen verlaufenden Fasern gekreuzt. Die Fasern sind ihrer Länge und Dicke nach sehr verschiedenartig (Fig. 22). Die zweite Region, die des Ductus, besteht aus regelmäßigen, ringförmig verlaufenden Muskelfasern von gleicher Dicke und Gestalt. Längsmuskelfasern habe ich in dieser Gegend nie beobachten können. Die Fasern in den beiden Regionen gehören zu der schon genau beschriebenen Muskulatur, die eine Querstreifung vortäuscht.

Das Bindegewebe kommt nur in dem breiten, lappigen Teile des Herzens vor; auf dem Ductus ist es nicht vertreten. Seine Elemente erscheinen, wie uns Fig. 25 zeigt, entweder als dicke Gebilde mit strahlenartig sich verbreitenden Enden oder als dünne Fasern, die sich an einer Stelle gabeln und dann bald sich wieder vereinigen. Ob diese Fasern eine direkte Fortsetzung der strahlig auslaufenden Enden repräsentieren, oder ob sie selbständige Gebilde sind, konnte ich nicht feststellen; denn alle zur Ausbreitung von mir verwendeten Objekte waren Bruchstücke, was wohl mit der Schwierigkeit der Präparation solcher Gegenstände im Zusammenhange steht. Kerne konnten auch niemals beobachtet werden.

Die Herzkörper. Wie schon erwähnt, besteht der äußere Ueberzug des paarigen Herzens aus den drei üblichen Schichten: dem Peritoneum, der Muskulatur und der Intima. Der eigentliche Herzkörper wird aus der Einbuchtung dieser drei Schichten in das

Lumen des Herzens gebildet. Diese Erscheinung kann bei Betrachtung einer Schnittserie sehr hübsch wahrgenommen werden, Die Figg. 18, 19, 20 sind einer solchen Serie entnommen und repräsentieren die successiven Ausbildungsformen eines Herzkörpers. Auf Fig. 18 ist der Prozeß der Einbuchtung noch nicht eingetreten; die Wandungen verhalten sich ganz normal in ihrer Schichtfolge. In Fig. 19, welche 50  $\mu$  vom ersten Schnitt entfernt ist, ist schon die Einbuchtung eingetreten; es hat sich eine Grube gebildet, in welcher das Peritoneum die innerste Lage angenommen hat und die Intima die äußerste; dazwischen liegt die Muskulatur. In Fig. 20 ist der Prozeß schon zum Abschlusse gelangt. Es haben sich zwei nach außen vollständig abgeschlossene Räume gebildet, mit eingeschlossenen, verschieden gestalteten Körpern; das sind die Herzkörper. Ihre Zahl ist nicht beständig. Betrachten wir den Herzkörper, so sehen wir, daß er aus Zellen verschiedener Größe und Gestalt besteht. Die Zellen sind alle rundlich; die größten von ihnen tragen in ihrer Mitte einen schwarzen Kern. Dann kommen etwas kleinere, ganz dunkel gefärbte, mit einer feinkörnigen Substanz im Protoplasma. Zwischen diesen zwei Arten von Zellen befinden sich noch ganz kleine, die die Räume zwischen den beiden ersten vollständig ausfüllen und in das Peritoneum allmählich übergehen.

Diese Zellen wurden von GAMBLE und ASHWORTH in der schönen Monographie über die Arenicoliden untersucht, und ich glaube ihnen wohl zustimmen zu dürfen, wenn sie dieselben als Umbildungsprodukte des Peritoneums auffassen. Sie sagen: „The cavity of the heart is, however, invaded by strands of cells, which repeat the structure of the heart wall, and are probably invaginations of it. In *Arenicola Grubei* the invagination is clearly marked. Later on, as the muscular tissue develops in the wall of the heart, fresh invaginations occur, composed of an extremely delicate endothelium, a muscular layer, and a mass of cells, some granular, some glandular, forming a fairly definite lining to the invagination, but projecting at their free ends into an irregular lumen, partially blocked up by cells within which yellowish or yellowish-brown granules may be seen. The cells cannot, however, be said to form a medullary layer. In some places the granules are larger and united into a spherical mass lying in a vacuole; in others very minute and scattered. They agree in appearance with the chloragogen granules of the peritoneum.“ „The suggestion first made by EISIG (1887), as to the nature of heartbody,



and lately confirmed for Cirratulidae by PICTON (1898), namely that this body is a modified portion of the peritoneal tissue, receives further support from these observations on *Arenicola* . . .“

Die sichere Entscheidung der Frage, ob der Herzkörper ein umgewandeltes Peritoneum vorstelle, wird uns wahrscheinlich auf dem entwicklungsgeschichtlichen Wege gebracht werden.

### Blutsinus, Darmgefäßnetz und Subintestinalgefäß.

Diese drei Gebilde werden hier zusammen betrachtet als anatomisch und entwicklungsgeschichtlich zusammengehörende Elemente. Nur bezüglich Blutsinus und Darmgefäßnetz ist man bei *Arenicola* Grubei noch nicht ins klare gekommen, welches von den beiden das primäre sei, da verschiedene Autoren ganz verschiedener Ansicht darüber sind. Die einen behaupten, daß zuerst der Sinus auftrete und sekundär sich in ein Netz auflöse; die anderen, unter ihnen auch GAMBLE und ASHWORTH, bezeichnen den Blutsinus als ein Produkt des zusammengeschmolzenen Darmgefäßnetzes. Was das Subintestinalgefäß anbetrifft, so ist es, je nachdem wir das eine oder das andere annehmen, aus dem Blutsinus oder Darmgefäßnetz entstanden. Der Beschreibung des Darmblutsinus, resp. des Darmnetzes, muß eine Untersuchung des Darmepithels vorausgeschickt werden, da neulich von VEJDovsky die Ansicht ausgesprochen wurde, daß dem letzteren ein wesentlicher Anteil an der Bildung eines Vasotheles zukomme. Er schreibt: „Derzeit handelte es sich nur darum, den Nachweis zu erbringen, daß der ‚Blutsinus‘ nicht wandungslos ist, sondern von einem zarten, bindegewebigen Häutchen nach außen begrenzt ist, welches dem Entoderm seinen Ursprung verleiht und als Vasothele bezeichnet werden kann.“ — „Der Sinus ist ein integrierender Bestandteil des Entoderms.“ — „Bei seinem ersten Auftreten hat das Gefäßsystem mit dem Cölothel nichts zu tun.“ Endlich sagt er: „Aus dem Bisherigen geht so viel hervor, daß der sogenannte Blutsinus aus dem Entoderm hervorgegangen ist, indem sowohl sein Inhalt, nämlich die hämoglobinhaltige Flüssigkeit, wie die äußere Umhüllung, das Vasothele, vom Darmepithel abzuleiten ist.“ Aus meinen Untersuchungen ergibt sich, daß im Darmepithel eines erwachsenen Tieres keine besonderen Zellen vorkommen, die Anteil an der Bildung eines Sinus nehmen könnten. Der Darm hat (Fig. 26), vom Lumen bis zum Sinus genau untersucht, folgenden Bau: Zuerst kommen die dem freien Ende des Epithels aufsitzenden Cilien,

welche bei Beobachtung mit starken Linsen einen fibrillären Charakter aufweisen. Das Epithel selbst besteht aus hohen Zellen mit runden Kernen, welche ziemlich in der Mitte liegen. Im Protoplasma jeder Zelle ist eine feinkörnige Substanz zu sehen, die nicht wie bei einigen Anneliden an der Basis, sondern überall in der Zelle verbreitet ist. Außerdem kommt noch einigen Zellen ein rundliches Gebilde zu, das sich mit Osmiumsäure tiefschwarz färbt. Das muß aller Wahrscheinlichkeit nach ein Fetttropfen sein. Nach außen wird das Epithel direkt von der Blutflüssigkeit umgeben, und keine Fortsätze oder Erhebungen der Zellen gelangen in das Blut hinein. Cölonwärts ist der Blutsinus von einer Intima, einer Quer- und Längsmuskelschicht (Fig. 27) und schließlich vom Peritoneum umgeben. Das Peritoneum und die Intima verhalten sich, wie es schon bei der Besprechung des dorsalen Gefäßes beschrieben wurde.

Die Muskulatur (Fig. 27) besteht aus dicken, ringförmigen Fasern, die den typischen Bau der glatten Muskulatur haben. Sie verlaufen ganz parallel zueinander und werden von sehr dünnen, nur mit Immersion sichtbar zu machenden Längsfibrillen durchzogen, welche auch einen parallelen Verlauf zeigen.

Von einem Vasotheil kann also im Blutsinus bei *Arenicola* Grubei keine Rede sein; wir können nur von einer Intima als strukturloser, homogener Membran sprechen, obwohl VEJDovsky ihr die Existenz vollständig absprechen will, indem er sagt: „Kurz, es gibt keine LEYDIG'sche Intima, und um so weniger kann eine solche ‚als verdichtete Bindegewebsmembran‘ aufgefaßt werden.“ Dafür, daß es nicht so ist, werden wir bei der Betrachtung der Entwicklung der Gefäße den Nachweis erbringen.

Die in der Kiemenregion segmental verlaufenden Gefäße sind nach außen von Chloragogenzellen bedeckt, die aber etwas niedriger sind als diejenigen des Bauchgefäßes. Die Muskulatur besteht, wie auf Fig. 28 zu sehen ist, nur aus querverlaufenden Muskelfasern von derselben Dicke. Sie sind es, welche im Zustande der Kontraktion eine Querstreifung vortäuschen. Die Intima zeigt den charakteristischen Bau.

### Die Gefäße der Nephridien und der Gonaden.

Diese Gefäße bestehen aus einem bindegewebigen Ueberzug und aus der Intima. Eine Muskulatur kommt ihnen nicht zu. Alle übrigen Gefäße haben entweder den Bau dieser oder der oben beschriebenen großen Gefäße.

### Blutkörperchen.

Die frisch hergestellten Präparate von den Blutkörperchen sehen so aus, wie sie bei GAMBLE und ASWORTH dargestellt sind. Diejenigen aber, welche sich in den Gefäßen, im Sinus und im paarigen Herzen befinden, haben einen ganz besonderen Bau, indem ihre Kerne im Begriffe des Zerfalles sich befinden und häufig in Gestalt von dunklen Körnern heraustreten. Aller Wahrscheinlichkeit nach befinden sie sich im Zustande der Degeneration (Fig. 29).

### Entwicklung der Blutgefäße im heranwachsenden Schwanzende von *Arenicola Grubei*.

Unsere Kenntnisse über die Entwicklung der Blutgefäße bei den Anneliden sind sehr spärliche. Wir wissen nach den Angaben der Autoren, daß diese Gefäße entweder aus soliden Anlagen oder aus den Mesenterinlamellen und aus den Dissepimenten ihren Ursprung nehmen. Der Blutsinus entsteht aus dem Raume zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm. Dabei ist das Entoderm je nach den Angaben entweder an dem Prozeß beteiligt, oder es verhält sich demselben gegenüber ganz passiv. Ueber die Entstehung und das Verhalten der einzelnen Schichten der Blutgefäßsysteme sind wir nur im allgemeinen, nicht aber im Detail orientiert. In diesem Abschnitte werde ich nicht nur über die Bildung der Gefäßbahnen Näheres angeben, sondern auch über diejenige der Schichten: des Peritoneums, der Muskulatur, der Intima und des Bindegewebes.

Zur Untersuchung wurden ganz junge Tiere von ungefähr 3—4 cm Länge herangezogen. In der Kopf- und in der mittleren Region waren schon alle Organe zur vollständigen Ausbildung gelangt. Inwiefern aber die Entwicklungsprozesse der Kaudalregion von denen der vorderen Regionen abweichend verlaufen, kann ich nicht angeben; denn über die Entwicklungsgeschichte von *Arenicola Grubei* wissen wir bis jetzt gar nichts. Vergleiche ich aber die Entwicklung im Schwanzende mit den Angaben von LILLIE über *Arenicola cristata*, so sehe ich keinen wesentlichen Unterschied.

Das jüngste Stadium, das mir zur Verfügung stand (Fig. 35), besitzt außer den Blutlakunen, die in der primären Leibeshöhle vorkommen, keine Bluträume. Der Körper besteht aus der schon vollständig ausgebildeten Ringmuskulatur, aus der erst in der Ent-



wicklung sich befindenden Längsmuskulatur, die allmählich in die ans Entoderm gedrängten Mesodermzellen übergeht, und aus dem noch nicht vollständig differenzierten Darmepithel. Das Bauchmark, bestehend aus rundlichen, undifferenzierten Zellen, ist sehr nahe an den Darm herangetreten und wird durch Blutlakunen von den herumliegenden Mesodermzellen abgegrenzt. Diese letzteren treten nicht in einen regelmäßigen Verband, sondern sind in verschiedenen Teilen des Körpers zu Haufen vereinigt; deshalb kann von einem echten Mesoepithel in allen von mir untersuchten Fällen nicht mehr die Rede sein, obwohl es möglich ist, daß das Verhalten in der vorderen Region den normalen Zustand zeigt.

Ähnliche Zustände wurden von KLEINENBERG in der Besprechung des Mesoderms bei *Lopadorynchus*, den *Phyllodociden* und *Aleiopoden* beschrieben. Allein E. MEYER scheint mit diesen Angaben nicht einverstanden zu sein und bemerkt, daß hier offenbar ein Beobachtungsfehler vorhanden sei. LILLIE sagt über die Mesodermzellen von *Arenicola cristata* folgendes: „The primitive septa are formed, as above described, by the opposition of the adjoining walls of two successive mesoblastic somites. The walls of these early somites are, however, never formed of a regular epithelial layer of well defined cells, but to all appearance consist of a continuous syncytial layer of protoplasm containing numerous nuclei, and closely applied to the surface of adjoining structures. Each nucleus may for purposes of description be regarded as belonging to a single cell, but definite cell-walls, at this stage at least, are never distinguishable.“ — Ich muß noch hinzufügen, daß ich auf kleinen Strecken Mesodermzellen zu einem Epithel angeordnet getroffen habe, aber solche Bilder waren ziemlich selten. Ich glaube, daß dieser Frage — ob die Somiten aus einem Mesoepithel oder aus detachierten Mesodermzellen gebildet sind — keine prinzipielle Bedeutung zukommt; ihre Natur bleibt in beiden Fällen dieselbe. Auf Fig. 35 haben wir, wie man deutlich sieht, noch keine sekundäre Leibeshöhle; sie wird in der Weise gebildet, daß aus einem Teil der mesodermalen Zellen sich die Längsmuskulatur ausbildet, die sich zur Peripherie des Körpers zieht. Die Muskulatur des Darmes und die Längsmuskulatur wird später von einem Cölomepithel überzogen, und der Hohlraum fungiert als sekundäre Leibeshöhle. Ein Blutsinus ist noch nicht vorhanden; an seine zukünftige Stelle treten die Mesodermzellen oder die von ihnen gebildeten Muskelzellen der zukünftigen Darmmuskulatur.

### Das dorsale Gefäß.

Die Entwicklung eines dorsalen Gefäßes vollzieht sich in folgender Weise, die ich jetzt nur etwas schematisch andeuten will, später aber in allen Einzelheiten verfolgen werde:

1) Es werden Mesodermzellen an Stelle des zukünftigen Gefäßes angesammelt.

2) Sie differenzieren sich in die Elemente des dorsalen Mesenteriums.

3) Die Lamellen dieser Mesenterien werden zu den eigentlichen Wandungen des Gefäßes. Die Mesodermzellen enthalten also potentiell in sich die wichtigsten Bestandteile des zukünftigen Gefäßes. Ich werde aber in dieser Arbeit von der Schilderung dieses feineren Prozesses der Differenzierung des Protoplasmas abstrahieren, denn sie würde uns zu weit über die Bahnen unseres Themas hinausführen.

Die aus den Mesodermzellen neu entstandenen Lamellen des Mesenteriums (Fig. 32) haben folgenden Bau. Sie bestehen aus zwei parallel zueinander verlaufenden Reihen von Muskelfasern, die aber nicht kontinuierlich, sondern unterbrochen sich dahinziehen. Zwischen die einzelnen Stücke dieser Muskelfasern drängt sich ein mächtig entwickeltes Embryonalgewebe, das vollständig die Räume zwischen der Muskulatur des Mesenteriums ausfüllt. Der äußere Teil des so mächtig entwickelten Embryonalgewebes fängt an sich zu differenzieren, und es entstehen einige rundliche Zellen — Zellen des zukünftigen Peritoneums. Im inneren Embryonalgewebe werden jetzt keine Zellen gebildet.

Das nächste Stadium (Fig. 33) entsteht dadurch, daß die beiden Lamellen an einer bestimmten Stelle sich voneinander entfernt haben und ein Lumen gebildet haben. Dabei ist folgendes geschehen: Das äußere Embryonalgewebe ist zu feinen Fasern geworden, welche sich durch die Unterbrechungsstellen der Muskulatur der Lamellen einschieben, sich um die Muskelfasern umbiegen und wieder nach außen zurückkehren. Der umgebogene Teil ist nichts anderes als die Intima. Im Lumen des Gefäßes werden einige Blutkörperchen eingeschlossen. Betrachten wir das in Fig. 34 abgebildete, ganz fertige Gefäß, so sehen wir an der Stelle, wo die Muskulatur fehlt, besonders deutlich, wie diese Umbiegung zu stande kommt. Im früheren Stadium der Entwicklung gibt es also keinen Unterschied zwischen dem Peritoneum und der Intima; es ist nur ein netzartiges Embryonalgewebe vorhanden. Nur bedeutend später löst sich die Intima aus dem Verbande und

wird selbständig. Dies geschieht aber ziemlich spät in der Entwicklung, und es kann sich sogar während des ganzen Lebens des Tieres der primitivere Zustand erhalten, so in der Kopfreion (siehe Fig. 2) im Bereiche der Diaphragmata.

Wie schon erwähnt, werden bei der Bildung des Lumens des Gefäßes kleine junge Blutkörperchen von den Wandungen umschlossen. Es ist mir nicht gelungen, direkt die Entstehung dieser Zellen zu verfolgen; da aber vor der Bildung des Lumens nur Muskulatur und netzartiges Embryonalgewebe — beide mesodermaler Natur — vorhanden waren, so glaube ich mit Recht vermuten zu können, daß die Blutkörperchen aus mesodermalem Embryonalgewebe sich differenzieren. Das würde bedeuten, daß die Blutkörperchen, sowie alle Bestandteile des Blutgefäßes nur mesodermaler Natur sind. Ich muß noch betonen, daß außer den Mesodermzellen in dem heranwachsenden Schwanzende mir niemals Zellen des primären Mesenchyms vorgekommen sind (Fig. 36).

**Bildung des Muskelstranges.** Das eigentümliche muskulöse Gebilde, welches das Rückengefäß dorsal in der Mittellinie durchzieht, entsteht in der Weise, daß das Mesenterium allmählich zu verschwinden beginnt, und ein Rest desselben — die Muskulatur und das stark entwickelte Embryonalgewebe (s. oben) — auf der dorsalen Seite übrig bleibt (Fig. 34).

Alles, was vom Bindegewebe in dem vollständig entwickelten Gefäß des erwachsenen Tieres zurückbleibt, muß als Rest des im Embryonalstadium reichlich entwickelt gewesenen Gewebes betrachtet werden; dieses Bindegewebe liegt im ausgebildeten Gefäß zwischen Peritoneum und Muscularis, nicht aber — wie es BERGH geschildert hat — „als Grundlage der dünnen, homogenen Membran“. Diese Tatsache möchte ich besonders betonen angesichts der kürzlich von Dr. FERNANDEZ aufgestellten Theorie über die Phylogenie des Blutgefäßsystems. Er unterscheidet: 1) das primäre System, das phylogenetisch ältere, welches aus einem leitenden Apparat „mesenchymatischer“ Herkunft besteht, und 2) das sekundäre, welches aus einem propulsatorischen Apparat besteht. Der letztere ist ein Differenzierungsprozeß der Cölomwand. Nach dieser Ansicht wäre „zwischen Pseudoendothel und eigentlichem Gefäßendothel nur ein gradueller und kein fundamentaler Unterschied vorhanden“, und würden dem primären Apparat sowohl die Blutzellen, als auch die „Klappen und sogenannten Herzkörperbildungen bei Anneliden, sofern letztere nicht außerhalb der Verdichtungsmembran liegen“, angehören.



Mir scheinen für diese Hypothese die Tatsachen bei den Anneliden nicht vollständig festgestellt zu sein; denn unsere Kenntnisse über die Phylogenie des Mesenchyms sind noch lange nicht endgültig aufgeklärt, und die Ansichten der verschiedenen Autoren gehen hinsichtlich dieser Frage sehr auseinander.

HATSCHKE glaubt, daß das Mesenchym und Mesoepithel aus einer gemeinsamen Anlage ihren Ursprung nehmen; ebenso teilt diese Ansicht WILSON. Nach BALFOUR sollte das Mesenchym aus dem Entoderm entstehen. KLEINENBERG, MEYER, MICHEL, SCHIMKEVITSCH u. a. halten das Ektoderm für den Ursprungsherd des Mesenchyms. Nach den jetzigen Angaben der Literatur könnten also alle Keimblätter als Ursprungsstellen des Mesenchyms gelten, und die Annahme, daß das letztere phylogenetisch direkt auf das Parenchym der Platen zurückzuführen sei, beruht auch nur auf Hypothesen.

Was das in den Gefäßen vorhandene Bindegewebe anbetrifft, so sind die Angaben der meisten Autoren in dem Sinne zu verstehen, daß dasselbe im Mesoderm seinen Ursprung hat. Bei den Hirudineen ist das in verschiedenen Formen reichlich vorkommende Bindegewebe aus den Elementen der Mesodermstreifen abzuleiten (BÜRGER).

Bei *Arenicola* wird, wie schon geschildert, das Peritoneum, die Muskulatur, die Intima und das netzartige Embryonalgewebe aus den Mesodermzellen gebildet.

VEJDOVSKY hält das stark verästelte, netzförmige Bindegewebe in der Leibeshöhle von *Lumbriculus* für ein durch reichliche Bildung von Peritonealzellen hervorgebrachtes Gewebe. Das in der Vene vom *Amphioxus* vorkommende Bindegewebe wird von BURKHARDT als mesodermalen Ursprunges erklärt. Er schreibt darüber folgendes: „Daß das Bindegewebe bei *Amphioxus* rein mesodermaler Herkunft ist, möge im Hinblick auf meine Mitteilungen von der Bildung desselben aus dem Ektoderm noch besonders betont sein.“

Ueber die Bildung der Blutkörperchen sind wir bis jetzt auch noch nicht im klaren; denn die einen Autoren lassen dieselben aus dem primären Mesenchym, die anderen aus dem Mesoderm entstehen.

Bei der Besprechung des Bindegewebes des dorsalen Gefäßes im ersten Teil dieser Arbeit habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß die großen, miteinander anastomosierenden Zellen, die im netzartigen Bindegewebe des Muskelstranges eingebettet sind, möglicher-

weise nicht die Zellen des Bindegewebes, sondern Nervenzellen seien. Würden wir diese Annahme teilen, so müßten wir uns fragen, wie solche Zellen überhaupt zu stande gekommen seien. Diese Frage ist für mich nicht leicht zu beantworten, denn es fehlen mir absolut embryologische Tatsachen. Interessant wäre vielleicht die Meinung ED. MEYERS bezüglich der Innervierung der sekundären Muskulatur. Er schreibt: „Die Tatsache, daß in gewissen Fällen primäre Muskeln durch die sekundäre Muskulatur substituiert werden, gibt uns einen Anhaltspunkt für die Erklärung, wie die Innervierung der letzteren überhaupt zu stande gekommen sein mag. Indem die Sekundärmuskeln vom Cölothel ihren Ursprung nehmen, erscheinen dieselben als Gebilde, welche dem Ektoderm, aus dem die primären Muskeln nebst ihren Nerven gemeinsam hervorgehen, genetisch jedenfalls fremd gegenüberstehen. Da sich aber die cölomatische Muskulatur gewissen Primärmuskeln dicht anschmiegte, so kam sie dadurch zugleich in enge Berührung mit den betreffenden, motorischen Nervenendigungen, und als nun diese Primärmuskeln rückgebildet wurden, mögen deren Nerven eben zur ausschließlichen Versorgung der entsprechenden, sekundären Muskeln übrig geblieben sein.“

#### Das ventrale Gefäß.

Das ventrale Gefäß wird von den Lamellen des ventralen Mesenteriums gebildet. Der Prozeß vollzieht sich in derselben Weise wie bei der Entstehung des dorsalen Gefäßes. Der Unterschied besteht nur darin, daß das netzartige Embryonalgewebe sich, anstatt ins Peritoneum, ins Chloragogengewebe differenziert. Dies geschieht in der Weise (Fig. 38), daß in dem äußeren Embryonalgewebe des Gefäßes kleine runde Zellen sich bilden, die schnell wachsen und sich mit einer körnigen Substanz überfüllen. Die so ausgebildeten Zellen legen sich anfangs locker aneinander; später, beim Auswachsen, werden sie ganz dicht gelagert. Woher die körnige Substanz rührt, konnte ich nicht beobachten. LILLIE beschreibt den Prozeß der Entwicklung des Chloragogens viel einfacher, indem er sagt, daß die Mesodermzellen voluminöser werden, daß Vakuolen und Pigment in ihrem Innern auftreten, und daß sie sich auf diese Weise zu Chloragogenzellen umwandeln. Es mag wohl sein, daß dieser Prozeß sich wirklich bei *Arenicola cristata* in dieser Weise vollzieht; bei *Arenicola Grubei* ist es durchaus nicht der Fall.

### Segmentalgefäß u. a.

Die vom ventralen Gefäß zu den Kiemen verlaufenden Gefäße werden (Fig. 37) von den aneinander stoßenden Wandungen der Septen gebildet, und haben denselben Bau wie die Gefäße, welche von den Mesenterien gewildet werden. Auf gleiche Weise werden auch die Hauptgefäßschlingen gebildet.

### Blutsinus.

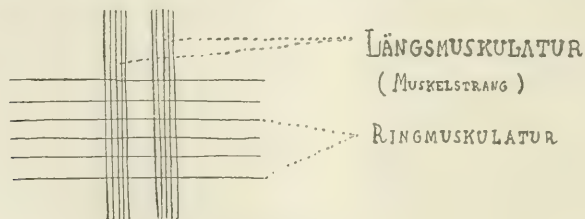
Angesichts der Schwierigkeiten, welche das heranwachsende Schwanzende für die Beurteilung dieser wichtigen Frage bietet, will ich sie vorderhand unberücksichtigt lassen.

### *Arenicola marina*.

Die Gefäße von *Arenicola marina* haben, von einigen Einzelheiten abgesehen, vollständig denselben Bau wie bei *Arenicola Grubei*. Der Unterschied liegt hauptsächlich in der Anordnung der Muskulatur, so daß wir bei der Betrachtung von ausgebreiteten Präparaten andere Bilder bekommen.

### Das dorsale Gefäß.

Das dorsale Gefäß hat einen dicken Muskelstrang in der dorsalen Mittellinie. Der Strang teilt sich im Ruhezustand in zwei parallel verlaufende Portionen der Längsmuskelfasern, wie ich schematisch andeuten will. Außerdem wird das Gefäß von ganz



Textfig. 2.

feinen Längsmuskelfasern durchzogen. Die Quermuskelfasern haben alle dieselbe Dicke und bieten nicht ein so zierliches Bild wie *Arenicola Grubei* dar. Längs- wie Quermuskelfasern gehören zu der typischen glatten Muskulatur (Fig. 39).



### Das ventrale Gefäß.

Dasselbe ist durch den Bau seiner Intima interessant. Die letztere zeigt einen besonderen, faserigen Bau, der leicht mit der Muskulatur zu verwechseln ist. Diese Erscheinung steht nicht mit der Faltung der Intima im Zusammenhang, sondern liegt in der Struktur derselben (Fig. 41).

### Das paarige Herz.

Das Abpräparieren des ganzen Organes bietet große technische Schwierigkeiten; es gelang mir, Ausbreitungspräparate nur aus dem Ductus und dem mit ihm verbundenen kleinen Teil herzustellen. Die Muskulatur besteht aus querverlaufenden, glatten Muskelfasern, die eine beträchtliche Dicke erreichen.

### Zusammenfassung.

#### A. *Arenicola Grubei*.

1) Alle Hauptgefäße haben die gleichen Wandungen wie diejenigen der Lamellen der Mesenterien und der entsprechenden Septen und bestehen aus dem Peritoneum, der Muskulatur und der Intima.

2) Die Wandungen sind mesodermaler Natur. Das Peritoneum und die Intima sind von Anfang an miteinander verbunden und repräsentieren ein netzartiges Embryonalgewebe, welches sich erst später differenziert.

3) Der dorsale Muskelstrang des dorsalen Gefäßes ist ein Rest des dorsalen Mesenteriums. Ebenso ist der Muskelstrang des ventralen Gefäßes als Rest des Mesenteriums zu betrachten.

4) Das Chloragogengewebe ist, wie auch das Peritoneum, ein umgewandeltes, netzartiges Embryonalgewebe mesodermaler Natur.

5) Alles, was in den Gefäßen von Bindegewebe vorhanden ist, ist mesodermalen Ursprunges.

6) Die Blutkörperchen sind aller Wahrscheinlichkeit nach mesodermalen Ursprunges.

7) Der Herzkörper ist aller Wahrscheinlichkeit nach ein umgewandeltes Peritoneum.

8) Ein „Vasothel“ ist nirgends vorhanden.

#### B. *Arenicola marina*.

Das Blutgefäßsystem zeigt im wesentlichen denselben Bau wie bei *Arenicola Grubei*.

An dieser Stelle drücke ich den innigen Dank aus meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Prof. Dr. ARNOLD LANG und Prof. Dr. KARL HESCHELER, für die mannigfachen Anregungen und Ratschläge, die sie mir haben angedeihen lassen. Ebenso meine tiefe Erkenntlichkeit der hohen Schweizerischen Kommission für den mir in Neapel gütigst zur Verfügung gestellten Arbeitstisch.

### Technisches.

Ein Aufenthalt auf der Zoologischen Station zu Neapel und ein anderer in Roscoff ermöglichten mir, die Tiere lebend zu untersuchen. In Roscoff hatte ich *Arenicola marina* und in Neapel *Arenicola Grubei* zur Verfügung. Die anderen Arten, wie z. B. *Arenicola Claparedii* und *cristata*, sind jetzt in der letzten Zeit weder in Roscoff noch in Neapel gefunden worden, obwohl sie am letzteren Orte früher sehr häufig vorgekommen sind. Die noch von früher her vorhandenen Exemplare wurden mir dank der Liebenswürdigkeit des Konservators, Herrn Dr. LOBIANCO, zur Verfügung gestellt, konnten aber leider für histologische Zwecke nicht mehr verwendet werden. Deshalb bezieht sich meine Arbeit nur auf *Arenicola Grubei* und *marina*.

Als Fixierungsmittel wurden folgende Gemische gebraucht: Sublimat nach EISIG, Pikrinosmiumplatinchlorid nach VOM RATH, Platinosmiumessigsäure nach HERMANN und Sublimat nach APÁTHY. Die besten Resultate wurden mit der HERMANNSchen Flüssigkeit erzielt. Die Objekte wurden auf eine halbe Stunde in das Gemisch gelegt und dann 24 Stunden mit fließendem Wasser ausgewaschen. Für den Nachweis der Zellgrenzen am frischen Material wurde Methylenblau und Silbernitrat verwendet, letzteres so, wie es bei BERGH angegeben ist. Die in Paraffin eingebetteten Objekte wurden in Schnitte von 3—5  $\mu$  zerlegt und meist mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Außerdem wurde Safranin, Hämalaun, EHRLICHs und BÖHMES Hämatoxylin verwendet. Für den Nachweis der nervösen Elemente hat APÁTHYS Hämatein I<sup>a</sup> gute Dienste geleistet. Als Kontrollfärbung diente das Gemisch von VAN GIESON, modifiziert nach HANSEN.

Außer den Schnitten wurden noch Ausbreitungs- (Flächen-) Präparate hergestellt, die am besten bei der Behandlung mit Eisenhämatoxylin gelangen.

### Literaturverzeichnis.

- 1) APÁTHY, ST., 1887, Studien über die Histologie der Najaden. Biol. Centralbl., Bd. VII, 1887.
- 2) — Kontraktile und leitende Primitivfibrillen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. X.
- 3) ARNESEN, EM., 1904, Ueber den feineren Bau der Blutgefäße der Branchiodelliden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXVIII, 1904.
- 4) BERGH, R. S., 1866, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV, 1866.
- 5) — 1902, Gedanken über den Ursprung der wichtigsten Bestandteile des Blutgefäßsystems. Anat. Anz., Bd. XX, 1902.
- 6) — 1898—1902, Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. X, Heft 1 (Heft 31, 1898); Bd. XIV, Heft 2, u. Bd. XV, Heft 3 (Heft 45 u. 49, 1900); Bd. XIX, Heft 2 (Heft 62, 1902).
- 7) BETHE, ALBR., 1903, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903.
- 8) BOCK, M. DE, 1900, Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. Rev. Suisse Zool., T. VIII, 1900.
- 9) — 1901, Observations anatomiques et histologiques sur les Oligochètes, spécialement sur leur système musculaire. Rev. Suisse Zool., T. IX, 1901.
- 10) BURKHARDT, EUG., 1900, Beiträge zur Kenntnis des Amphioxus. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXIV, 1900.
- 11) BÜRGER, OTTO, 1891, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zool. Jahrb., Anat., Bd. IV, 1891.
- 12) BÜTSCHLI, O., 1883, Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teiles der Metazoen. Morph. Jahrb. v. GEGENBAUR, Bd. VIII, 1883.
- 13) CLAPARÈDE U. MECZNIKOW, 1869, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, 1869.
- 14) CLAPARÈDE, EDOUARD, Annélides Chétopodes du Golfe de Naples.
- 15) DOGIEL, A. S., 1893, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLI, 1893.
- 16) — 1895, Die Nervenendigungen im Litrando. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLIV, 1895.
- 17) EISIG, HUGO, 1887, Monographie der Capitelliden. Fauna u. Flora Golf. Neapel, 16. Monographie, Berlin.
- 18) — 1898, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitt. Zool. Station Neapel, Bd. XIII.



- 19) FERNANDEZ, MIGUEL, 1904, Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXIX, 1904.
- 20) FREUDWEILER, HEDWIG, 1905, Studien über das Gefäßsystem niederer Oligochäten. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XL, 1905.
- 21) GADZIKIEWICZ, WITOLD, 1904, Ueber den feineren Bau des Herzens bei Malakostraken. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXIX, 1904.
- 22) GAMBLE and ASHWORTH, 1900, The Anatomy and Classification of the Arenicolidae with some Observations on their Post-Larval Stages. Quart. Journ. micr. Sci., Vol. XLIII, 1900.
- 23) GROBBEN, KARL, 1891, Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Institut d. Universität Wien, Bd. IX, Wien 1891.
- 24) GUNGL, O., 1904, Anatomie und Histologie der Lumbricidenblutgefäße, Wien.
- 25) HATSCHKE, BERTHOLD, 1878, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. a. d. Zool. Institut d. Universität Wien, Bd. I.
- 26) HEIDENHAIN, M., 1899, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.
- 27) — 1900, Struktur der kontraktile Materie. MERKEL u. BONNET, Bd. X, 1900.
- 28) HERTWIG, O. u. R., 1881, Die Cölomtheorie, Jena 1881.
- 29) HIS, W., 1865, Die Häute und Höhlen des Körpers, Basel 1865.
- 30) KLEINENBERG, NIKOLAUS, 1886, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV.
- 31) KOWALEVSKY, A., 1871, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Ac. St. Pétersb., Sér. 7, T. XVI.
- 32) KÜCKENTHAL, W., 1885, Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XVIII.
- 33) KULTSCHIZNY, 1887, Ueber die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern miteinander. Biol. Centralbl., Bd. VII, 1887.
- 34) KYTMANOFF, 1901, Ueber die Nervenendigungen in den Lymphgefäßen der Säugetiere. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.
- 35) LANG, A., 1881, Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. III.
- 36) — 1903, Beiträge zu einer Trophocöltheorie, Jena.
- 37) LEONTOVITSCH, A., 1906, Zur Frage der Gefäßinnervation bei *Rana esculenta*. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. XXIII.
- 38) LILLIE, RALPH S., 1905, The Structure and Development of the Nephridia of *Arenicola cristata*. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. XVII, Heft 3.

- 39) MEYER, EDUARD, 1887/88, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VII u. VIII.
  - 40) — 1890, Die Abstammung der Anneliden. Biol. Centralbl., Bd. X.
  - 41) — 1901, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XIV, 1901.
  - 42) NUSBAUM u. RAKOWSKY, 1897, Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie des Rückengefäßes und des sogenannten Herzkörpers bei den Enchyträiden. Biol. Centralbl., Bd. XVII, 1897.
  - 43) NUSBAUM, J., 1894—96, Muskel und Nerv. Verhandl. d. Anat. Ges. 8., 9. u. 10. Versamml.
  - 44) PICTON, LIONEL JAMES, 1898—99, On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta. Quart. Journ. micr. Sci., Vol. XLI.
  - 45) RETZIUS, GUSTAV, 1891, Ueber Nervenendigungen an den Parapodienborsten und über die Muskelzellen der Gefäßwände bei den polychäten Anneliden. Verhandl. d. Biol. Vereins Stockholm, Bd. III, 1891.
  - 46) ROSA, DAN., 1903, Il chloragogo tipico degl oligocheti. Mem. d. R. Ac. d. Scienze di Torino, Ser. 6, T. LII, 1903.
  - 47) SALENSKY, W., 1882—83, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Biol. Centralbl., Bd. II.
  - 48) SCHIMKEVITSCH, WL., 1885, Ueber die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren. Zool. Anz., Jahrg. 8, 1885.
  - 49) — 1885, Noch etwas über die Identität der Herzbildung bei den Metazoen. Zool. Anz., Jahrg. 8, 1885.
  - 50) SCHNEIDER, GUIDO, 1896, Ueber phagocytaire Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI, 1896.
  - 51) — 1898, Zu Prof. CUVENOTS Études physiol. sur les oligochètes. Zool. Anz., Bd. XXI, 1898.
  - 52) SPILLMANN, J., 1905, Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Diotocardier. Jen. Zeitschr., Sep.-Abdruck, 1905.
  - 53) VEJDovsky, FRANZ, 1879, Monographie der Enchyträiden, Prag 1879.
  - 54) — 1905, Zur Hämocöltheorie. Sonderabdruck a. d. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXII.
  - 55) WILSON, EDMUND A., 1889, The Embryology of the Earthworm. Journ. Morphol., Vol. III, 1889.
  - 56) ZARNIK, BORIS, 1904, Ueber segmentale Venen bei Amphioxus lanceolatus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904.
-

## Figurenerklärung.

### Tafel XI.

#### *Arenicola Grubei*.

Fig. 1. a Längsschnitt, b Querschnitt durch die kleinen Gefäße, welche eine Verzweigung des dorsalen Gefäßes in der Kopfregion bilden. *K.d.Bg* Kern des Bindegewebes. *I* Intima.

Fig. 2. Querschnitt durch das dorsale Gefäß in der Region der Diaphragmata. *I* Intima. *R.M* Ringmuskulatur. *N.Bg* netzartiges Bindegewebe. *Mst* Mesenterium.

Fig. 3. Querschnitt durch das dorsale Gefäß in der mittleren Region. *M.Str* Muskelstrang. *Ptn* Peritoneum. *R.M* Ringmuskelschicht. *I* Intima. Ok. 2, Ob. 3 (Leitz).

Fig. 4. Ausbreitungspräparat eines dorsalen Gefäßes. Mittlere Region. *M.Str* Muskelstrang. *R.M* Ringmuskelschicht.

Fig. 5. Querschnitt durch den Muskelstrang. *Ptn* Peritoneum. *N.Bg* netzartiges Bindegewebe. *I* Intima. *R.M* Ringmuskelschicht des Gefäßes. Immersion  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4 (Zeiß).

Fig. 6. Frontalschnitt durch das dorsale Gefäß. *Ptn* Peritoneum. *R.M* Ringmuskelschicht. *I* Intima. Ok. 3, Ob. 7 (Leitz).

Fig. 7. Ringmuskelfasern des dorsalen Gefäßes im kontrahierten Zustande. *K* Kern. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 8. Zellen, die im netzartigen Bindegewebe der dorsalen Mittellinie des dorsalen Gefäßes vorkommen. Ok. 8 (compeus.), Imm.  $\frac{1}{12}$  (Zeiß).

Fig. 9. Zellen, die im Bindegewebe des dorsalen Gefäßes vorkommen. Sie fehlen in der dorsalen Mittellinie (Muskelstrang). Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 10. Zellgrenzen des Peritoneums. Ausbreitungspräparat. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4 (Zeiß).

Fig. 11. Ringmuskelfasern des dorsalen Gefäßes.

Fig. 12. Das dorsale Gefäß mit dem Muskelstrang. *M.Str* Muskelstrang. Totalpräparat. Ok. 2, Obj. AA (Zeiß).

Fig. 13. Querschnitt durch das ventrale Gefäß. *Do.M.Str* dorsaler Muskelstrang. *V.M.Str* ventraler Muskelstrang. *Mst* Mesenterium.



Fig. 14 und 15. Blutkörperchen, die sich der Intima anschmiegen. *B.K* Blutkörperchen. *B.S* Blutserum. *R.M* Ringmuskelschicht. *I* Intima. *Chlg* Chloragogen. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).  
 Fig. 16. Zellgrenzen des Chloragogens.

### Tafel XII.

Fig. 17. Ausbreitungspräparat des ventralen Gefäßes. *Do.M.Str* dorsaler Muskelstrang. *V.M.Str* ventraler Muskelstrang. *R.M* Ringmuskelschicht. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 18, 19 und 20. Entstehung eines Herzkörpers durch die Einstülpung der äußeren Wandung des Herzens. *Ptn* Peritoneum. *M* Muskulatur. *I* Intima. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 20. Schnitt durch den Herzkörper. *M* Muskulatur. *I* Intima. *Hz.K* Herzkörper. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 21. Zellgrenzen des Peritoneums. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 22. Muskulatur des Herzens. Ausbreitungspräparat. Ok. 2, Obj. AA (Zeiß).

Fig. 23. Querschnitt durch die Stelle, wo sich das ventrale Gefäß mit dem paarigen Herzen vereinigt. *V.G* ventrales Gefäß. *P.H* paariges Herz. *De* Ductus. Ok. 2, Obj. 3 (Leitz).

Fig. 24. Sagittalschnitt durch das Herz. *Hz.K* Herzkörper. Ok. 2, Obj. AA.

Fig. 25. Bindegewebe des Herzens. Ausbreitungspräparat. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4 (Zeiß).

Fig. 26. Querschnitt durch den Darm und den herumliegenden Sinus. *B.Sn* Blutsinus. *Ptn* Peritoneum. *C* Cilien. *D* Darm. *I* Intima. *M* Muskulatur. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 27. Muskulatur des Blutsinus. Ausbreitungspräparat. *L.M* Längsmuskulatur. *R.M* Ringmuskulatur. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 28. Ausbreitungspräparat. Muskulatur eines Segmentalgefäßes. Ok. 2, Obj. AA (Zeiß).

Fig. 29. Blutkörperchen im degenerierten Zustande. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Kompens.-Ok. 8 (Zeiß).

### Tafel XIII.

Fig. 30. Zwei Lamellen des dorsalen Mesenteriums. *N.Eg* netzartiges Embryonalgewebe. *M.d.L* Muskulatur der Lamellen. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4 (Zeiß).

Fig. 31. Das dorsale Gefäß, in Bildung begriffen. *N.Eg* netzartiges Embryonalgewebe. *M.d.L* Muskulatur der Lamellen. *R.M* Ringmuskulatur. *B.K* Blutkörperchen. *D* Darm. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 1.

Fig. 32. Neugebildetes Gefäß. *R.M* Ringmuskulatur. *N.Eg* netzartiges Embryonalgewebe (Peritoneum + Intima). *B.K* Blutkörperchen. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

Fig. 33. Frontalschnitt durch ein in Bildung begriffenes Gefäß. *M.d.L* Muskulatur der Lamellen. *N.Eg* netzartiges Embryonalgewebe (Peritoneum + Intima). *B.K* Blutkörperchen.

Fig. 34. Bildung des Muskelstranges. *Do.Mst* dorsales Mesenterium. *Do.G* dorsales Gefäß. *D* Darm. *M.Str* Muskelstrang. Ok. 1, Obj. AA (Zeiß).

Fig. 35. Querschnitt durch das Schwanzende. *L.M* Längsmuskulatur. *Mes.Z* mesodermale Zellen. *Ba.Mk* Bauchmark.

Fig. 36. Mesodermale Zellen. *Mes.Z* Mesodermzellen. *D* Darmepithel. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4 (Zeiß).

Fig. 37. Frontalschnitt durch die zwei letzten Segmente. *Dssp* Dissepiment. *Sg* Segmentalgefäß. *Do.Mst* dorsales Mesenterium. *Do.G* dorsales Gefäß.

Fig. 38. Bildung des Chloragogens aus dem netzartigen Embryonalgewebe. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2 (Zeiß).

#### *Arenicola marina*.

Fig. 39. Muskulatur des dorsalen Gefäßes von *Arenicola marina*. *M.Str* Muskelstrang. *R.M* Ringmuskelschicht. *L.M* Längsmuskulatur. Ok. 2, Obj. AA (Zeiß).

Fig. 40. Intima des ventralen Gefäßes. Ausbreitungspräparat. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4 (Zeiß).

---

# Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Hydra grisea*.

Von

**Elise Hanel** aus Prag.

Mit 11 Kurven im Text.

---

## Allgemeines.

Bei dem wachsenden Interesse, dessen sich die Vererbungserscheinungen unter den heutigen biologischen Fragen erfreuen, hat man versucht, diesem Problem von verschiedenen Seiten beizukommen. Die eine Richtung ging von rein theoretischen Gesichtspunkten aus und stellte Spekulationen auf. Als ihr Hauptvertreter ist WEISMANN zu nennen, dessen Theorien vor allem dadurch einen hohen Wert bekommen haben, daß sie mit den später gefundenen Vorgängen der Eireifung, Befruchtung und Entwicklung in schönstem Einklang stehen.

Die zweite von GALTON für die Anthropologie begründete und von PEARSON, DAVENPORT, WELDON, LUDWIG u. a. ausgebaut ist die mathematisch-statistische. Sie hat auch schon in Botanik und Zoologie Namhaftes geleistet. Dazu gesellte sich endlich die, durch das von CORRENS, TSCHERMAK und DE VRIES für die Botanik, von LANG und BATESON für die Zoologie wiedergefundene MENDELSche Gesetz neu belebte Bastardlehre. Hat dasselbe auch nicht die allgemeine Gültigkeit, die man ihm anfangs zuschrieb, so liegt die Tragweite seiner Bedeutung darin, daß es mit seiner Hilfe zum erstenmal gelang, an Stelle der bis dahin herrschenden unklaren Vermutungen und Ansichten eine in Zahlen ausdrückbare Gesetzmäßigkeit zu setzen. Seitdem die Lehre von den Kreuzungen aus den Händen gewerbsmäßiger Züchter in die von berufenen Forschern übergegangen ist, ist es gelungen, den Erblichkeitswert vieler Eigenschaften durch ihr Verhalten bei Kreuzungen kennen zu lernen.



Alle diese Forschungen hatten zum Gegenstand die zweielterliche Fortpflanzung, welche uns schon einen relativ komplizierten Fall bietet. Wollen wir den natürlichen Weg vom einfacheren zum komplizierten gehen und Elemente der Vererbungsgesetze kennen lernen, so müssen wir uns zunächst an die einelterliche Vererbung halten.

Es war das große Verdienst des dänischen Botanikers JOHANNSEN, durch seine schönen Untersuchungen an Gerste, Bohnen und Erbsen in dieser Richtung bahnbrechend gewirkt zu haben. Da die Arbeit JOHANNSENS, wie mir scheint, nicht ganz die Beachtung gefunden hat, die sie verdient, da ich außerdem ihres botanischen Inhaltes wegen in zoologischen Kreisen ihre Kenntnis nicht voraussetzen darf, erscheint es mir nicht überflüssig, ihre wichtigsten Resultate hier anzuführen.

JOHANNSEN hat es sich zur Aufgabe gestellt, die Bestandteile einer Population zu analysieren. Er versteht darunter den Gesamtbestand einer Oertlichkeit an Exemplaren einer Art oder auch einer kleineren systematischen Einheit. Wir sind es gewohnt, eine solche Population als Einheit aufzufassen, wenn ihre Glieder dem QUETELETschen Gesetz gehorchen. Sie lassen sich in diesem Fall in eine symmetrische, eingipfelige Variationskurve einreihen, auf deren Abscisse die Abweichungen vom mittleren Wert, auf deren Ordinate die Anzahl der Individuen verzeichnet sind. Eine derartige „GALTON-Kurve“ ist der Ausdruck dafür, daß das Material den Regeln der Wahrscheinlichkeit folgt, die kleinen Abweichungen am häufigsten, die größeren dagegen seltener sind. Wir fassen dann den Gipfel dieser Kurve, der den mittleren Wert ausdrückt, als identisch auf mit dem eigentlichen Typus der Population. JOHANNSEN gelingt es nun zu beweisen, daß eine scheinbar einheitliche Population aus einem Gemenge verschiedener Typen bestehen kann und trotzdem eine schöne Variationskurve aufweisen, die dann allerdings nur noch der Ausdruck für Zufälligkeiten ist. Er benützt als Material nur Pflanzen, bei denen keine Vermischung der Typen durch Kreuzung möglich ist, solche mit obligatorischer Selbstbefruchtung, also reine Linien. Seine Versuchsreihen stehen ganz unabhängig voneinander, um so wichtiger wird es dadurch, daß sie ein übereinstimmendes Resultat liefern. Als zu studierende Eigenschaft dient ihm einerseits das Samengewicht der Bohnen, andererseits die relative Länge ihrer Samen, d. h. das Verhältnis der Länge zur Breite. Weiterhin erstrecken sich seine Versuche auf Gerste, bei der er die Vererbung der

Eigentümlichkeit dieses Getreides, daß sich nicht alle Fruchtknoten zu Früchten entwickeln, die sogenannte „Schartigkeit“ studiert.

Er findet nun bei diesen Pflanzen innerhalb einer Population bestimmte Typen, welche sich durch Selektion nicht verschieben lassen. Sucht er aus einem Haufen Bohnen die Plus- und Minusvarianten aus und sät sie getrennt, so kann er beobachten, daß ihre Nachkommen in demselben Sinne vom Mittel abweichen wie die Mütter, wenn auch in geringerem Maße. Wählt er dagegen von einem einzigen Individuum diejenigen Nachkommen, welche die Extreme vertreten, zur Weiterzucht, so hat die individuelle Beschaffenheit der Mütter keinen Einfluß auf die Beschaffenheit der Nachkommenschaft, es ist allein der Typus der Linie, welcher den Ausschlag gibt. JOHANNSEN hat dies besonders für das Samengewicht der Bohnen hinlänglich bewiesen, indem er es an 19 reinen Linien im einzelnen ausführte. Der Einfluß der Selektion ist also hier darauf beschränkt, nicht eine wirkliche Veränderung herbeizuführen, sondern bestehende Typen herauszugreifen und zu isolieren. Wenn die Nachkommen von Minusvarianten in einem Gemenge von Bohnen einen geringeren Mittelwert zeigen als die der Plusvarianten, so kommt es daher, weil ihre Mütter zum großen Teil, wenn auch infolge der transgressiven Variabilität nicht ganz, Linien mit einem niederen Mittelwert angehören. Wiederholen wir den Prozeß der Auslese, so wird die Wahrscheinlichkeit dafür, daß wir es nur mit Vertretern der einen Gruppe von Linien zu tun haben, noch größer, doch können wir die extremsten Varianten der anderen Gruppe niemals mit Sicherheit ausschalten. Dabei fällt ein eigentümliches Licht auf eine Tatsache, die von GALTON entdeckt wurde und seither in der Theorie der Vererbung eine große Rolle spielt, nämlich die Regression. Sie erweist sich nicht als eine Eigentümlichkeit der Vererbung, eine Abschwächung der elterlichen Eigenschaften in den Nachkommen, sondern einfach als eine Folge der ungenügenden Isolation der einzelnen Typen. Innerhalb der reinen Linie ist die Regression eine vollständige.

Ich habe nun auf Anregung des Herrn Professor LANG und in seinem Laboratorium den Versuch unternommen, Vererbung bei einelterlicher Fortpflanzung an einem tierischen Objekt zu studieren. Als Material diente mir *Hydra grisea*, als zu berücksichtigendes Merkmal die Zahl ihrer Tentakeln.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Professor LANG, sowie Herrn Professor HESCHELER und Fräulein Dr. DAIBER

meinen aufrichtigen Dank für ihr freundliches Entgegenkommen, ihre mannigfaltige Förderung und Unterstützung bei meiner Arbeit auszusprechen.

Bevor ich meine Ausführungen beginne, ist es nötig, noch auf einen Punkt einzugehen, der von größter Wichtigkeit in dieser Sache ist. Es ist noch die Frage, ob das Wort „Erblichkeit“ bei Fortpflanzung durch Knospung eine Berechtigung hat.

Besonders in der Botanik ist die Auffassung verbreitet, daß vegetativ erzeugte Organismen nicht als Nachkommen, sondern als Teile des Mutterorganismus aufgefaßt werden müssen. DE VRIES drückt das Bd. I, p. 61 mit den Worten aus: „Bei vegetativer Vermehrung erhalten sich aber die einmal erreichten Eigenschaften ganz oder doch nahezu unverändert. Die neuen Exemplare sind eigentlich nur Teile des ursprünglichen, aus einem Samen hervorgegangenen Individuums. Sie können zu Hunderten oder zu Tausenden in den Handel gebracht werden, bilden aber eigentlich zusammen nur eine einzige Pflanze.“ Die Erscheinungen der Variabilität, welche sich an solchen vegetativ erzeugten Organismen beobachten lassen, fallen für DE VRIES somit unter den Begriff der partiellen Variabilität, d. h. die Verschiedenheit der gleichnamigen Organe desselben Individuums, welche er der individuellen Variabilität Verschiedenheit der Nachkommen eines Individuums gegenüberstellt. Gleichzeitig führt er aus, daß zwischen individueller (fluktuierender) und partieller Variabilität ein großer Parallelismus besteht. Soviel sich aus den angeführten Tatsachen erschen läßt, geht dieser Parallelismus so weit, daß sich eine scharfe Grenze überhaupt nicht ziehen läßt, sondern gerade die vegetativ erzeugten Individuen bilden den allmählichen Uebergang zwischen beiden Arten von Variabilität. Eine Form der Variabilität kann auf jedem Punkt der Linie stehen, welche diese verbindet. Meiner Auffassung nach würde der Fall von Hydra der individuellen Variation näher stehen als der partiellen Variation. Es handelt sich dabei um natürlich wohlabgegrenzte und nach erfolgter Differenzierung isolierte Individuen, die sich nicht mit willkürlich gewählten Stecklingen einer Pflanze oder gar Organen eines Individuums vergleichen lassen. Gewiß ist von der Knospung zur Koloniebildung nur ein Schritt, aber dieser Schritt ist hier noch nicht getan. Außerdem besteht zwischen den Individuen einer Kolonie und Organen eines Individuums noch ein großer Unterschied. Natürlich ist auch er durch alle Uebergangsformen überbrückt, aber wir sind uns dessen bewußt, daß alle Grenzen,



die wir ziehen, mehr oder weniger künstlich sind. Theoretisch kann ich die Notwendigkeit eines prinzipiellen Unterschiedes zwischen Vererbung bei geschlechtlicher und bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung nicht einsehen. Diejenigen Zellen, welche bestimmt oder befähigt sind, den neuen Organismus zu liefern, müssen, wenn sie auch noch sonstige Funktionen verrichten, die Anlagen seiner Eigenschaften besitzen, oder um es mit der WEISMANNschen Schule materialistisch auszudrücken: ihre Chromosomen müssen ebensogut Determinanten enthalten, wie die der Eizellen.

Tatsächlich geht aus DE VRIES hervor, daß sich vegetativ erzeugte Organismen in Bezug auf Variabilität und Mutation ebenso verhalten, wie geschlechtlich erzeugte. Auf den Unterschied in ihrem Verhalten zur Selektion komme ich noch zurück.

Diese Auseinandersetzung hat mich weiter in das Gebiet der Hypothese hineingeführt, als es meine Absicht war, innerhalb des Rahmens dieser Arbeit zu gehen. Ich bin aber gezwungen, hier meinen Standpunkt zu präzisieren, um etwaigen Einwänden vorzubeugen.

### Systematische Stellung.

Eine Speciesbestimmung innerhalb der Gattung *Hydra* ist keine ganz einfache Aufgabe. Ein Blick auf die Literatur zeigt, daß über die Speciesabgrenzung bei den seit TREMBLEYS und ROESEL VON ROSENHOFS Zeiten berühmten und als Ausgangspunkt zu zahlreichen Studien benutzten Süßwasserpolyphen unter den Autoren noch durchaus keine Einigkeit herrscht. Zahlreiche Synonyma erschweren die Orientierung. Es liegt dies hauptsächlich an der Natur des Objektes. Es gibt kaum eine Eigenschaft der *Hydra*, die nicht durch den Einfluß ihrer Umgebung, hauptsächlich aber durch die Ernährung verändert werden könnte, daher auch die einander zum Teil strikte widersprechenden Angaben von Forschern, an deren Zuverlässigkeit kein Zweifel besteht. Auch scheint *Hydra*, wie viele kosmopolitisch verbreitete Formen in zahlreiche lokale Rassen zu zerfallen und wird vielleicht auch in dieser Richtung dem Systematiker noch einmal von Interesse sein.

In neuerer Zeit hat sich besonders NUSSBAUM (1884) um die Charakteristik der Arten von *Hydra* verdient gemacht, indem er die Synonyma aufklärte und brauchbare Diagnosen der be-

stehenden Arten gab. Trotzdem seine Einteilung nach der äußeren Gestalt eine leichtere Bestimmung ermöglicht, wurde sie von einzelnen Autoren nicht berücksichtigt. Wir finden je nach der Richtung, in der diese gearbeitet haben, Einteilungen nach verschiedenen Gesichtspunkten. BRAUER (1891) hat nach der Form und Lage der Geschlechtsprodukte eingeteilt, was seine praktischen Nachteile hat, da solches Material nicht immer zur Verfügung steht. MERESCHKOVSKY (1878) und HAAKE (1879) schufen eine Einteilung nach der Art und Reihenfolge der Anlage der Tentakel. JUNG (1883) hat jedoch gezeigt, daß eine bestimmte Reihenfolge nur ganz im allgemeinen für jede Species zutrifft, und daß zahlreiche Ausnahmen von der Regel vorkommen.

Dagegen hat JICKELI (1883) nach der Form und Größe der Nesselkapseln eine Einteilung getroffen, die sich glücklicherweise mit der von NUSSBAUM deckt und eine gute Ergänzung und Kontrolle zu dieser bildet.

Das von mir verwendete Material stammt von einer bestimmten Stelle des Zürichsees, wo er bereits in die Limmat übergeht.

Es existiert in der faunistischen Literatur nur eine Notiz über die hier vorkommende Species von Hydra. Sie stammt von ASPER (1879), und er legt darin dar, daß wir es hier mit einer neuen Species zu tun haben, die er die *H. Limmat* nennt. Als Hauptcharakteristikum für diese neue Species gilt ihm, daß sie getrenntgeschlechtlich ist.

Es hat in letzter Zeit auch DOWNING und mit ihm MARY HEFFERAN (1902) eine Species *H. dioecia* aufgestellt, dagegen hat R. HERTWIG (1906) darauf hingewiesen, daß man die Eingeschlechtlichkeit bei Hydra nicht als systematisches Merkmal verwerten kann. Er zitiert einige Autoren, vor allem BRAUER, die diese Eigenschaft beobachtet haben. Angaben über rein männliche und rein weibliche Tiere, sowie auch über Protandrie und Protogynie, die als Uebergang von dem hermaphroditischen zum eingeschlechtlichen Zustand aufgefaßt werden können, tauchen immer wieder in der Literatur auf und beziehen sich auf verschiedene Species. Wir können sie daher nicht als Speciesmerkmal auffassen, sondern höchstens von *H. fusca* var. *dioecia* oder *H. grisea* var. *dioecia* sprechen. Sollte es sich herausstellen, wofür Wahrscheinlichkeit vorliegt, daß sich diese Eigenschaft jederzeit experimentell hervorrufen läßt, so kommt ihr systematischer Wert ganz in Wegfall.

Im übrigen hält ASPER die von ihm gefundene Form für *H. fusca* sehr nahestehend, spricht sich aber an einer anderen Stelle dahin aus, daß sie mit der aus Deutschland beschriebenen *H. auriantica* (vulgaris oder grisea) identisch sei. Zu diesem Irrtum wurde er wohl durch die Synonyma verleitet; in der Literatur findet man z. B. die Bezeichnung vulgaris abwechselnd für fusca und grisea angewendet.

Eine Nachprüfung hat ergeben, daß im Zürichsee sowohl *H. grisea* als auch fusca sehr reichlich vorhanden ist. Man findet sie an demselben Standort, ja an denselben Blättern von *Myriophyllum* dicht gedrängt und untereinander gemischt sitzend. Durch die gleichen Lebensbedingungen, denen sie ausgesetzt sind, haben sie einen so hohen Grad von Ähnlichkeit untereinander bekommen, daß der Ungeübte sie kaum unterscheiden kann. Besonders junge, schlecht genährte Individuen von *H. grisea* gleichen *H. fusca* sehr, während die erwachsenen, knospentragenden Exemplare schon durch ihre bedeutendere Größe auffallen. Trotzdem alle Eigenschaften transgressive Variabilität aufweisen, und es nicht gelingt, ein sicheres Kriterium für eine von ihnen aufzustellen, erweisen sie sich doch bei Zuchtversuchen absolut konstant und als wohlgesonderte Formen. Ob es berechtigt ist, sie als Arten zu bezeichnen, kann erst entschieden werden, wenn man sich über den Begriff Art geeinigt haben wird.

Nach WETZELS (1898) interessanten Versuchen zeigen sie einen hohen Grad der Affinität und eine größere innere Verwandtschaft untereinander als jede von ihnen mit *H. viridis*. Bastardierungsversuche in dieser Richtung wären gewiß von Interesse.

Die Bestimmung meines Materials habe ich hauptsächlich nach NUSSBAUM und sodann nach JICKELI vorgenommen. Um jedoch sicher jedem Irrtum vorzubeugen, will ich noch einmal die Hauptmerkmale der beiden Arten, die für mich in Betracht kamen, anführen und die Unterschiede zwischen ihnen hervorheben.

1) Die Gestalt des Körpers. Der Körper von *H. grisea* ist ein ziemlich regelmäßiger Cylinder, der an allen Teilen eine gleichmäßige Färbung zeigt.

*H. fusca* dagegen verjüngt sich gegen den Fuß, besonders unterhalb der Knospungszone wird der Körper plötzlich schlank und durchsichtig. Dieser abgegrenzte Fuß wird in der Literatur als Hauptcharakteristikum für *H. fusca* angeführt. Er ist aber durchaus nicht immer deutlich bemerkbar, kommt andererseits auch



anderen Species, wenn auch nicht so ausgeprägt, zu. Mit der konischen Gestalt des Körpers hängt es zusammen, daß *H. fusca* ein verhältnismäßig größeres Hypostom besitzt und die Abstände zwischen den einzelnen Tentakeln größer erscheinen.

2) Die Farbe ist bei den beiden Arten auch bei gleicher Ernährung niemals ganz gleich. Die Bezeichnungen *fusca* und *grisea* treffen indes für das von mir untersuchte Material nicht zu. Ich würde die Farbe von im Freien lebenden *H. fusca* als ein blasses Grünlich-gelb bezeichnen, das bei starker Ernährung intensiver wird, während *Hydra grisea* eine von grau ins Rosa spielende Färbung zeigt, die bei reichlicher Nahrung in Fleischfarbe bis Orange übergeht.

3) Die Tentakel. Es wird vielfach hervorgehoben, daß die Tentakeln von *H. grisea* höchstens so lang werden wie der Körper, während die von *H. fusca* das 10—20-fache von dessen Länge erreichen können. Bei dem hiesigen Material zeigt *H. fusca* niemals eine solche Länge der Tentakel, ich habe selten Fälle beobachtet, wo sie mehr als das Doppelte der Körperlänge besaßen. Charakteristisch ist dagegen die Art, wie sie gehalten werden. Während *H. grisea*, wenn sie ruhig sitzt, die Tentakeln meist weit ausgebreitet hat, sind die dünneren von *H. fusca* meist gekräuselt, was viel dazu beiträgt, ihr einen charakteristischen Habitus zu verleihen. Auf ihre Zahl werde ich noch zurückkommen. Hier sei nur hervorgehoben, daß trotzdem dieses Merkmal stark transgressiv ist, das Mittel der Tentakelzahl bei *grisea* viel höher ist als bei *fusca*. Dementsprechend besitzt sie auch die größere Variationsbreite, dem zuerst von HAECKEL (1881) ausgesprochenen Grundsatz folgend: Je höher die Grundzahl steigt, desto unbeständiger wird sie, desto ungleicher bei den verschiedenen Individuen einer Species (II. Teil, p. 133).

Bei *fusca* ist 5 die Grundzahl, 6 und 4 die Ausnahmen, bei *grisea* dagegen ist 6 fast die Regel, 5 selten, 7 und 8 häufiger, und auch Tiere mit höherer Tentakelzahl kommen vor.

4) Die Nesselkapseln. Wie schon mehrfach hervorgehoben, gelten alle diese Eigenschaften nur für die Norm, es kommen aber Ausnahmen von der Regel vor. Sollte also die makroskopische Beobachtung in einem Spezialfall noch einen Zweifel zurücklassen, so kann man zur Sicherheit eine Prüfung der Nesselkapseln vornehmen. Man tut das am besten nach JICKELI, dessen Abbildungen wegen ihrer Einfachheit sich sehr gut dazu eignen.

*H. grisea* besitzt 4 verschiedene Arten von Nesselkapseln, die sich alle untereinander in der Form und der Art der Aufrollung des Fadens unterscheiden. Zwei davon hat sie mit *H. fusca* gemeinsam, die ihrerseits noch eine dritte von diesen abweichende Form besitzt. Dagegen fehlt ihr diejenige Form, welche bei *grisea* besonders auffällt, Nesselkapseln von riesiger Größe, die alle übrigen um das Dreifache an Länge und Breite übertreffen und daher ein ganz sicheres Erkennungszeichen für *H. grisea* bilden.

### Versuchsanordnung.

*H. grisea* erwies sich als von großer Haltbarkeit und stellt keine besonderen Ansprüche in Bezug auf Pflege. Es lag in der Natur meiner Versuche, daß ich die Tiere einzeln hielt, und sie gedeihen dann um so besser, während sie in Massenkulturen nicht gut fortkommen. Das Züchten geschah in gewöhnlichen Wassergläsern in Leitungswasser ohne Durchlüftung. Ja selbst die Pflanzen stellten sich bald als entbehrlich heraus, wodurch das Auffinden der einzelnen Tiere wesentlich erleichtert wird. Dagegen mußte das Wasser 2mal in der Woche, im Sommer noch öfter, gewechselt und die Gläser gereinigt werden, um die schädlichen Pilze und Bakterien nicht überhandnehmen zu lassen. Als Futter bewährten sich wieder vorzüglich kleine Crustaceen.

Ueber die Art, wie die *Hydra* ihre Nahrung findet, ist nichts Genaueres bekannt. Bringt man kleine Krebse in ein Gefäß, in dem sich *Hydra* befindet, so fängt sie dieselben mit den bekannten blitzschnellen Bewegungen. Es geschieht dies, indem die Nesseläden auf die Berührung der Nesselkapseln hin ausgeschleudert werden und die Beute von ihnen festgehalten und gelähmt wird. Dabei ist der Effekt um so lebhafter, je stärker der Reiz, und es wird der flinke *Cyclops* schneller gefunden als die schwerfällige *Daphnia*. Man könnte daraus schließen, daß es nur der Berührungsreiz ist, der den Freßreflex auslöst und nur lebende Tiere gefressen werden können. Nimmt man ein indifferentes Material, wie feine Papierfasern, und führt sie schnell an den Tieren vorbei, so erfolgt keine Reaktion. Aber auch der chemische Reiz allein genügt nicht. Bringt man zerdrückte Krebse behutsam in die Nähe einer festsitzenden *Hydra*, so nimmt sie gar keine Notiz von ihnen. Wenn sie dieselben während des Kriechens berührt, so

frißt sie sie, dabei kann sie, wie es scheint, ohne Schaden auch solche fressen, welche schon ziemlich lange Zeit tot waren und sich der Verwesung nähern. Es scheint also, daß es sich doch um einen chemischen Reiz handelt, der aber nicht auf die Entfernung hin wirksam ist, sondern nur, wenn das Objekt die Körperoberfläche berührt.

Ueber die Lebensdauer konnte ich keine Versuche anstellen, da ich immer wieder gezwungen war, meine Zuchten zu unterbrechen. Schon TREMBLEY (1744) und ROESEL VOM ROSENHOF (1755) geben jedoch an, daß sich einzelne Tiere unter günstigen Bedingungen bis 2 Jahre lang halten können. Die häufigste Todesursache und die größte Gefahr für meine Kulturen war eine Erscheinung, die manchmal epidemisch auftrat und die in jüngster Zeit von HERTWIG beschrieben worden ist. Auch unter scheinbar ganz günstigen Bedingungen zeigen die Tentakel plötzlich knopfartige Verdickungen an den Enden und solche Kontraktion, daß sie bald ganz verschwinden. Dem folgt der Körper nach, der zu einem undurchsichtigen Klümpchen wird, das zerbröckelt und dessen einzelne Teile schließlich zu Grunde gehen. Diese Art des Sterbens ist sehr typisch und durchaus unterschieden von dem Tod, wie er bei Vergiftung oder Zugrundegehen in verdorbenem Wasser eintritt, wo sich die Zellverbände lösen und der Körper schließlich zerfließt. HERTWIG (1906) bezeichnet diese Erscheinung als „Depressionszustände“ und bringt sie in Zusammenhang mit der geschlechtlichen Fortpflanzung, indem er sie analog der senilen Degeneration der Protozoen stellt. Ich kann hier nur erwähnen, daß sie in meinen Kulturen mehrfach und immer unabhängig von der geschlechtlichen Fortpflanzung auftrat. Zweimal stellte sie sich unmittelbar ein, nachdem ich dem Wasser allzu reichlich Krebse zugesetzt hatte. Diejenigen, die noch im ersten Stadium waren, konnte ich durch häufiges Wechseln des Wassers zur Erholung bringen, und es zeigten sich dabei die großen Tiere bedeutend widerstandsfähiger als die kleinen, jungen. Daraus könnte man auf eine Kohlensäurevergiftung schließen, aber einige Male konnte ich die Ursache der Depression nicht auffinden. Auch bei hungernden Tieren traten ganz ähnliche Erscheinungen auf.

Fast gleichzeitig mit HERTWIGS jüngster Publikation erschien eine Arbeit von EUGEN SCHULTZ (1906), welcher dieselben Rückbildungen an *Hydra fusca* nach längerem Hungern beschreibt und sie als rückschreitende Entwicklung auffaßt.



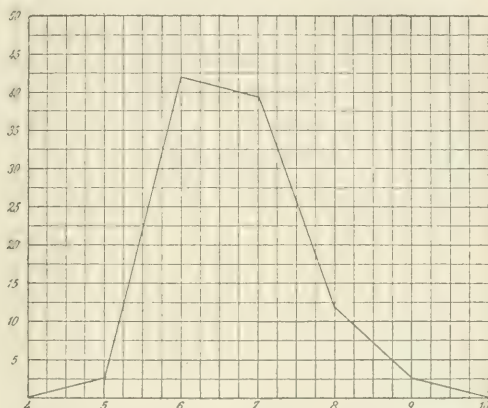
## Variation.

In den zahlreichen Arbeiten über *Hydra* finden sich auch Angaben über die Tentakelzahl. Bei älteren Autoren wird meistens nur betont, daß sie schwankt und die für die betreffende Species häufigste Zahl angegeben. Dabei finden wir Widersprüche in den Angaben. Jüngere Autoren erwähnen bei Gelegenheit der Frage, wie viele Tentakel regeneriert werden, auch die Zahlen für normale Tiere. So gibt RAND (1899) in seiner Regenerationsarbeit für *H. viridis* 6 = 42 Proz., 7 = 40 Proz., 8 = 12 Proz., 5 und 9 = 5 Proz. (Mw. 6,7) (Kurve 1).

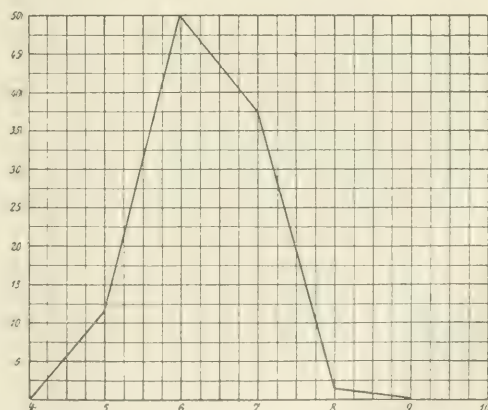
Er zitiert auch Untersuchungen, die HATHAWAY unter der Leitung DAVENPORTS angestellt hat, und die für die Tentakelzahl bei normalen Tieren das Resultat ergeben: 6 = 50 Proz., 7 = 35 Proz., 8 = 3 Proz., 5 = 11,5 Proz. (Kurve 2).

Am eingehendsten hat sich PARKE (1900) mit dieser Frage beschäftigt. Gegenstand seiner Untersuchungen ist hauptsächlich *H. viridis*. Das Material, das er behandelt, ist

umfangreicher als das den übrigen Untersuchungen zu Grunde gelegte. Es stammt von 3 verschiedenen Fundorten, die untereinander auffallende Unterschiede in Bezug auf die mittlere Ten-

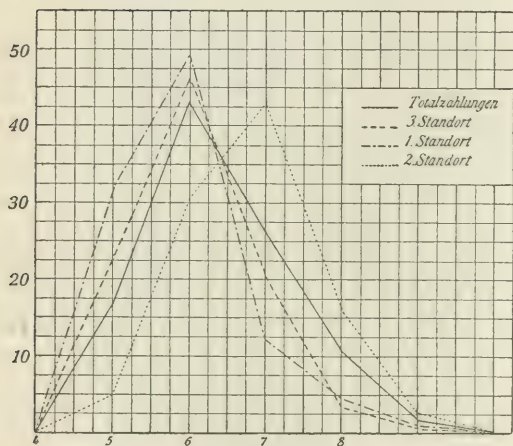


Kurve 1. Rand: Variation der Tentakelzahl von *Hydra viridis*, nach RAND.



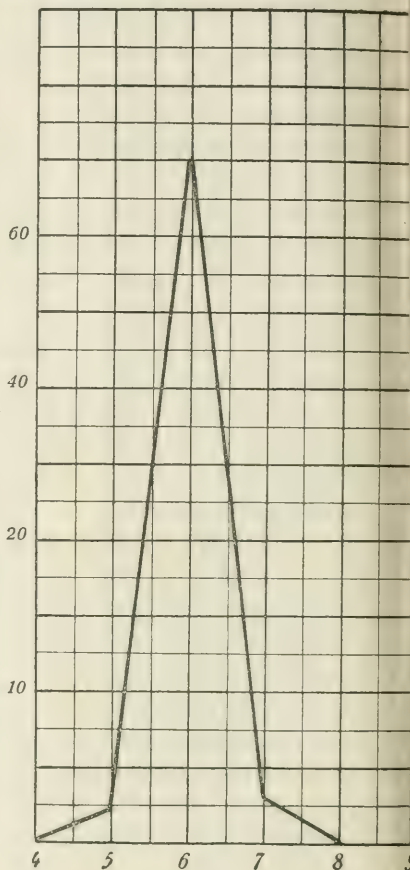
Kurve 2. Variation der Tentakelzahl nach HATHAWAY.

takelzahl zeigen, so daß sich beim 1. der Mittelwert von 5,95, beim 2. 6,79 und beim 3. 6,20 ergibt (Kurve 3). Im 1. Fall ist die Zahl von 62 untersuchten Individuen zu klein, um ein eindeutiges Resultat zu ergeben, im übrigen weist der Unterschied wieder auf die Spaltung in lokale Rassen hin, welche ich schon andeutete. Bei *H. fusca* untersucht er 96 Individuen und findet darunter 4 mit 5, 84 mit 6 und 6 mit 7 Tentakeln, also 6,02 (Kurve 4). Ähnlich HERTWIG, der für *fusca* 6 als Norm angibt, 7 oder 8 als äußerst selten.



Kurve 3.

Kurve 3. PARKE: Variation der Tentakelzahl bei *H. viridis* von 3 verschiedenen Standorten.



Kurve 4.

Kurve 4. PARKE: Variation der Tentakelzahl an 94 Exemplaren von *H. fusca*.

Table I.

Showing the average number of tentacles of *Hydra viridis* in different localities.

No. of tentacles		5	6	7	8	9	10	No. of Hydra	Average No. of tentacles
Percent of whole number of Hydra in each locality	1st	32 $\frac{1}{4}$	48 $\frac{3}{8}$	12,9	4,8	1,6	—	62	5,92
	2nd	4,8	30,6	44,5	16,4	2,9	0,6	310	6,79
	3d	22,8	46,5	20,9	7,4	1,4	0,9	430	6,20

PARKE geht dann darauf ein, daß äußere Einflüsse eine Rolle spielen bei der Bestimmung der Tentakelzahl und beschäftigt sich mit der Frage, wann die Anlage neuer Tentakel abgeschlossen ist. Er kommt zu dem Resultat, daß die Veränderung in der Tentakelzahl keine bestimmte Grenze hat, sondern durch das ganze Leben einer *Hydra* fort dauert. Daraus zieht er (p. 202) die Schlußfolgerung: The significance of these facts will be appreciated. They show that the number of tentacles in *Hydra* is not a subject for the statistical study of variability and question of heredity, in the ordinary sense. The numbers of tentacles possessed by a given *Hydra* varies in accordance with its age, size and doubtless other factors. The number of tentacles possessed by a bud at the time, that it is constricted off is not usually the same as the number of tentacles that will be possessed by the same individual at a later period" (PARKE, p. 694).

Es wird meine Aufgabe sein, hier zu zeigen, wie weit sich trotz dieser mit Recht betonten Schwierigkeiten brauchbare Resultate für Variationsstatistik und Vererbungslehre gewinnen lassen.

Zunächst galt es, festzustellen, ob es wirklich kein Stadium gibt, bei dem die Anlage der Tentakel gänzlich aufhört. Soweit meine Beobachtungen reichen, tritt dieser Zustand niemals ein, sondern durch das ganze Leben kann eine Veränderung und zwar im wesentlichen eine Zunahme der Tentakelzahl andauern.

Es läßt sich nicht in Abrede stellen, daß die nie abgeschlossene Entwicklung von Tentakeln eine erhebliche Fehlerquelle bildet. Wir können *Hydra* in diesem Punkt niemals als erwachsen auffassen, und es geht bei variationsstatistischen Untersuchungen, nicht an, daß wir Tiere in verschiedenen Entwicklungsstadien miteinander vergleichen. Nehmen wir aber unendlich viele Individuen, so bekommen wir schließlich den Ausdruck für jedes mögliche Lebensalter, dessen Mittelwert doch einem ganz bestimmten Lebensalter entspricht. Ebenso ist es mit den äußeren Bedingungen. Wenn wir genügend viele *Hydren* in verschiedenen Jahreszeiten, also unter wechselnden Bedingungen, von demselben Standort nehmen, so bekommen wir schließlich eine durchschnittliche Normalhydra für die lokale Rasse; wenn wir unsere Untersuchungen auf sehr zahlreiche und verschiedene Orte erstrecken, so bekommen wir den Durchschnittstypus für die ganze Species.

Ich habe mich nun bemüht, indem ich meine Zählungen an *Hydra grisea* auf eine große Anzahl von Individuen erstreckte, diesem idealen Wert so nahe wie möglich zu kommen.

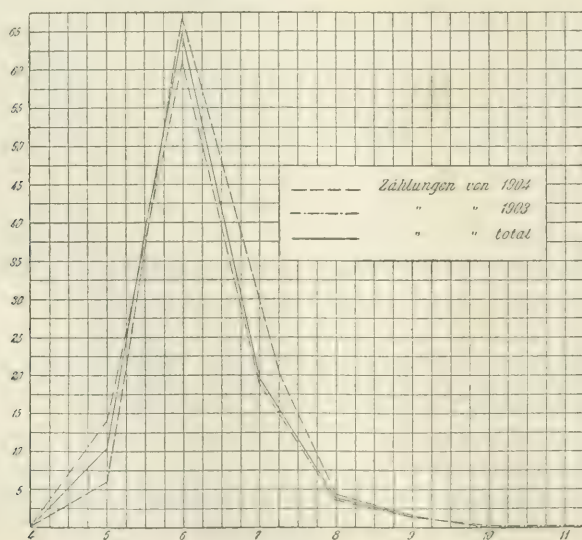


Das Resultat war eine Variationsbreite von 5—10 Tentakel bei 6807 Individuen. Während TREMBLEY als Maximum 5—18, ja 20 Arme beobachtet, NUSSBAUM 5—18 Arme angibt, fand ich nur in einem einzigen Fall im Freien ein Individuum mit 11 Tentakeln. Diese Differenz erklärt sich daraus, daß bei meinen Zählungen nur frisch (höchstens vor 3 Tagen) aus dem See bezogenes Material berücksichtigt wurde, während die genannten Autoren Zimmerkulturen beobachtet haben. Die Untersuchungen verteilen sich auf die Jahre 1904 und 1905, sie fanden immer im Herbst, der günstigsten Jahreszeit in Bezug auf Reichlichkeit des Materials, statt.

Es entfallen davon auf 5 Tentakel: 103 ‰, 6 Tentakel 644 ‰, 7 Tentakel 197 ‰, 8 Tentakel 49 ‰, 9 Tentakel 15 ‰, 10 Tentakel 1 ‰.

Tabelle über die Variation der Tentakelzahl bei *Hydra grisea*.

Tentakelzahl		5	6	7	8	9	10	11	Anzahl der Individuen	Mittelwert
3./11 bis 18./12. 1904	Zahl der Ind. ‰	249 70	2381 668	722 203	153 43	54 15	2		3561	6,266
26./9. bis 12./12. 1905	Zahl der Ind. ‰	451 139	2006 618	617 190	117 36	47 14	7 2	1	3246	6,176
1904 + 1905	Zahl der Ind. ‰	700 103	4387 644	1339 197	270 39	101 15	9 1	1	6807	6,224



Kurve 5.

Der Mittelwert ergibt 6,224. Graphisch dargestellt, erhalten wir ein Variationspolygon, dessen Gipfel stark nach links verschoben ist (Kurve 5).

Nach BATESONS (1894) Befunden an Echinodermen ist es für Radiartiere keine ungewöhnliche Erscheinung, daß sie stärker nach der Plusseite variieren als nach der Minusseite. Auch die verschiedenen Angaben über *Aurelia aurita*, besonders die von BROWNE (1895) und BALLOWITZ (1899), zeigen, daß bei diesen Cölenteraten die Verhältnisse sehr ähnlich liegen.

Vergleichen wir die verschiedenen Kurven miteinander, so sehen wir, daß sie trotz einzelner Abweichungen, die besonders stark nur bei Zählungen von zu wenigen Individuen hervortreten, einen hohen Grad der Aehnlichkeit aufweisen. Wir sind daher zu der Behauptung berechtigt, daß die Variation der Tentakelzahl bei *Hydra*, nicht nur innerhalb einer Species, sondern innerhalb der ganzen Gattung von denselben Gesetzen beherrscht wird.

### **Einfluß äußerer Bedingungen.**

Wir haben nun gesehen, in welcher Weise die Tentakelzahl variiert, und wenden uns jetzt der Frage zu: von welchen Faktoren wird sie beeinflusst?

Jedem, der *Hydra* züchtet, wird es auffallen, daß nach einiger Zeit die Zahl der Tentakel zunimmt, und daß man einzelne Tiere mit weit höherer Tentakelzahl findet als die im Freien beobachteten. Schon TREMBLEY hat das bemerkt, er erwähnt, daß man bei *Hydra grisea* 18–20 Tentakel findet, aber nur bei solchen Exemplaren, die lange in Gefangenschaft gehalten waren.

MARSHALL (1882), der diese Beobachtung bestätigt, fügt hinzu, es erfolge eine besonders starke Vermehrung von Tentakeln, wenn er sie auf „schmale Kost“ setzte, daran knüpft er die Vermutung, es handle sich dabei um eine Anpassungserscheinung. Wenn die Nahrung spärlicher wird, so sind um so mehr Fangarme nötig, um bei der starken Konkurrenz etwas zu fangen, ist etwa sein Gedankengang. Wie es kommt, daß sie sich auch einstellen, wenn sie nötig sind, und ob sie auch eintreten, wenn gar kein Futter vorhanden ist, sie also überflüssig geworden sind, gibt er nicht an. Da er seine Beobachtungen nicht zahlenmäßig belegt, so müssen wir ihnen kein allzu großes Gewicht beilegen. Dabei ist

außerdem als selbstverständlich vorausgesetzt, daß eine größere Zahl von Tentakeln einen Vorteil für das betreffende Tier vorstellt. In der Tat ist die Zahl der Organe der Nahrungsaufnahme ein Merkmal von typischem Selektionswert im Sinne der älteren Darwinisten. Natürlich sind die Tentakel höchst wichtige Organe, und ein Tier, welchem sie ganz fehlen, würde bald vernichtet sein. Daß aber ein geringes Mehr von Tentakeln einen wirklichen Vorteil im Kampf ums Dasein bildet, läßt sich nicht von vornherein mit Sicherheit behaupten.

Der Begriff der Zuchtwahl hat mit der Zeit und ganz allmählich eine Umwandlung erfahren. Man legt heute nicht mehr das Hauptgewicht auf das „Ueberleben des Passendsten“, was man ursprünglich darunter verstand, sondern auf das Ueberleben der kräftigsten und vor allem fruchtbarsten Rasse. Die Auffassung gipfelt in dem Ausspruch von DE VRIES: Selektion ist die Auswahl der Bestgenährten.

Bei Hydra ließe es sich unschwer nachweisen, daß Fruchtbarkeit bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung direkt abhängig ist von der Ernährung. Es fragt sich nun nur noch, ob die Zahl der Tentakel für die Ernährung wirklich von solcher Bedeutung ist. Ich habe darüber eine Versuchsreihe angestellt, deren Resultate ich hier in einer Tabelle angebe.

Tabelle über die Fruchtbarkeit von Hydren mit verschiedener Tentakelzahl.

Mütter		Nachkommen		Mittlere tägliche Produktion von Jungen pro Mutter
Tentakelzahl	Anzahl	Anzahl	mittlere Zahl der Tage	
6	37	999	93	0,287
7	45	1215	94	0,290
8	35	882	93	0,272
9	16	368	82	0,280
10	18	324	55	0,327

Es hat sich gezeigt, daß die Zahl der Tentakel ganz belanglos ist für die Anzahl der Nachkommen. Diese bleibt sich für alle Gruppen ungefähr gleich, sie beträgt pro Mutter etwa 0,3 täglich, d. h. mit anderen Worten, etwa jeden 3. Tag wird eine Knospe erzeugt. Es sind dabei die Jungen im Momente der Isolierung gezählt. Allerdings sind die Bedingungen in meinen Gläsern günstiger als im Freien, und man könnte einwenden, daß sich der Einfluß der Selektion erst bei Nahrungsmangel geltend macht. Immerhin müßte sich er schon, wenn auch in geringem



Maße, erkennen lassen, denn es gab auch in meinen Gläsern Zeiten, besonders vor der jedesmaligen Fütterung, wo kein Ueberfluß an Nahrung herrschte. Wir sehen also, daß dieser teleologischen Auffassung die Grundlage ganz fehlt, und müssen uns nach einem anderen Prinzip umsehen, das die Tentakelzahl bestimmt.

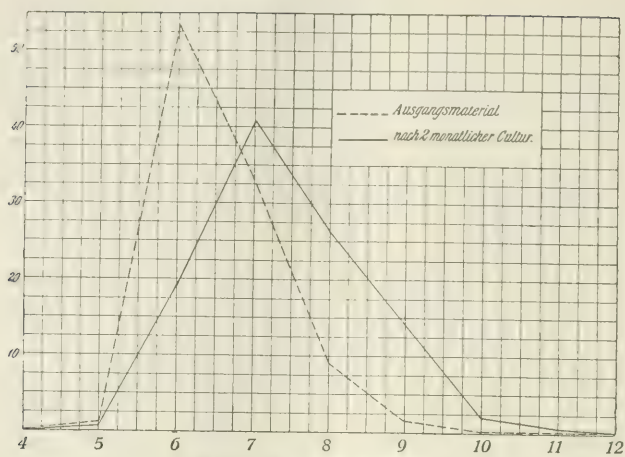
Dabei liegt nahe, daß im Gegenteil auch hier die Erfahrungstatsache Gültigkeit hat. Reichliche Ernährung ist der mächtigste Hebel der Variation.

PARKE (1900) gibt an, daß unter günstigen Bedingungen nach Loslösung vom Muttertier eine Vermehrung der Anlage der Tentakel erfolgt, unter ungünstigen dagegen eine Reduktion. Er beschreibt 4 Fälle, die er beobachtet hat, in welchen bei *Hydra viridis* eine Resorption von Tentakeln stattgefunden hat. HERTWIG dagegen bemerkt in seiner schon öfter zitierten Arbeit, Variationen in der Temperatur oder in der Intensität der Fütterung haben auf die Tentakelzahl keinen Einfluß.

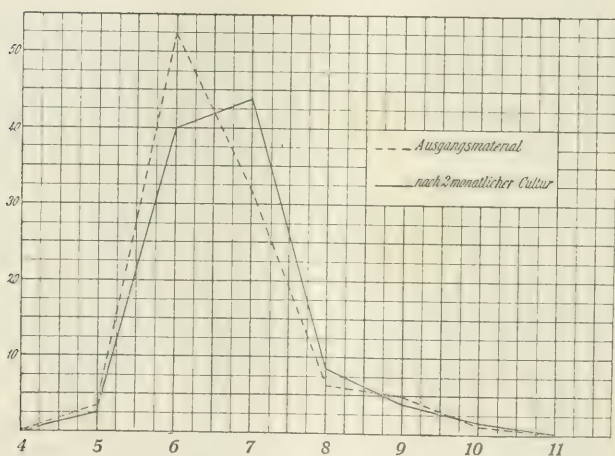
Um dies zu ermitteln, stellte ich zunächst einige Massenversuche an. Massenversuche haben aber den großen Nachteil, daß es bei *Hydra* unmöglich ist, die Muttertiere von den neuentstandenen Individuen zu unterscheiden. Die Muttertiere müssen somit immer wieder mitgezählt werden, und da man immer zahlreiche Stammtiere nehmen muß, um nicht nur einseitig die Vertreter weniger Familien zu berücksichtigen, so wird der Fehler ein erheblicher. Außerdem sind die Bedingungen in solchen Massenkulturen auch bei der größten Sorgfalt wegen der Pilzschädlinge und vielleicht noch aus anderen unbekannten Gründen niemals sehr günstige, wie sich schon aus der verhältnismäßig geringen Fruchtbarkeit erkennen läßt. Ich teile deshalb die Resultate dieser Versuche nur kurz hier mit.

Prozentuarische Tabelle über den Einfluß der Zimmerkultur auf *Hydra grisea*.

Tentakelzahl	5	6	7	8	9	10	11	Anzahl der Individuen	Mittelwert
Ausgangsmaterial aus dem See	1,3	53,3	33,9	9,3	1,7	0,2	0,2	403	6,563
Nach 2-monatlicher Kultur in Zimmerwärme + 15—20° C	7	19,2	40,9	26,4	9,7	2,1	0,7	952	7,345
Ausgangsmaterial aus dem See	3,6	52,4	32,0	6,3	4,8	1,0	—	372	6,681
Nach 2-monatlicher Kultur in Kälte (+ 3—6° C)	2,5	39,9	43,9	8,4	3,9	1,4	—	588	6,756



Kurve 6. Wärmekultur.



Kurve 7. Kältekultur.

Was aus der Tabelle klar hervorgeht, ist eine zahlenmäßige Bestätigung der Annahme, daß die Zahl der Tentakel in der Gefangenschaft zunimmt. Daß die Vermehrung an Individuen verhältnismäßig gering ist, ist auch auf Rechnung dessen zu schreiben, daß beim Wechseln des Wassers und vor allem der bei so großen Zuchten unentbehrlichen Pflanzen viel verloren geht. Die elterlichen Individuen sind natürlich mitgezählt, der große Zuwachs an Tentakeln ist aber nicht etwa nur den jungen, in der Gefangen-

schaft aufgewachsenen Individuen zuzuschreiben, sondern liegt ebenso in einer direkten Tentakelvermehrung der Alten.

Auffallend ist der große Unterschied zwischen der Tentakelzahl derjenigen, die bei Zimmerwärme, und derjenigen, die bei ziemlich niedriger Temperatur gehalten wurden. Es scheint danach, daß die Wärme einen wesentlichen Anteil an der Erhöhung der Tentakelzahl hat. Man müßte aber, ehe man das verallgemeinert, noch Kontrollversuche machen. Meine Kulturen befanden sich in einem Raum, in dem die Temperatur schwankte und besonders des Nachts manchmal fiel. Immerhin hätte es sich vielleicht gelohnt, mehr Versuche in diesem Sinne anzustellen, aber ich wollte alles, was mir an Raum, Zeit und Futter zur Verfügung stand, für das eigentliche Problem verwenden.

Bei der beschränkten Gültigkeit der Massenzuchten war ich somit auf Einzelversuche angewiesen. Es liegt auf der Hand, daß sie in der Zahl beschränkt sein müssen, doch glaube ich, daß ihre Genauigkeit ersetzt, was ihnen an Umfang fehlt. Ich zählte die Tentakel von Tieren, von denen ich jedes isoliert hielt und beobachtete. Sie wurden mit kleinen Krebsen reichlich, aber nicht übermäßig gefüttert. Die Anlage von Tentakeln ist, wie schon erwähnt, mit dem Loslösen der Knospe durchaus nicht abgeschlossen.

Es wurden nun in den Kulturen mit Futter bei 62 Individuen in einer Zeit von 30 Tagen 45 Tentakel neu angelegt. Dagegen fand bei 2 Individuen eine Reduktion von 2 Tentakeln statt, so daß im ganzen die Tentakelzahl sich um durchschnittlich 0,69 pro *Hydra* vermehrte, was pro Tag eine Vermehrung von 0,023 ausmacht.

Veränderung der Tentakelzahl von *Hydra grisea* aus dem See während einer Zimmerkultur von 30 Tagen.

	Zunahme		Abnahme		Stillstand In- dividuen	Ganze Anzahl der In- dividuen	Mittlere Zunahme pro In- dividuum
	Tentakel	Indivi- duen	Tentakel	Indivi- duen			
bei Futter	45	29	2	2	31	62	0,69
ohne Futter	19	14	8	6	47	67	0,16

Tiere, welche ohne Futter im reinem Leitungswasser, welches jede Woche gewechselt wurde, gehalten wurden, konnten nicht so lange Zeit beobachtet werden, da sie sonst verhungert wären. Immerhin konnte ich sie 30 Tage behalten, wobei ein geringer



Prozentsatz am Leben blieb. Die übrigen starben unter den Erscheinungen, welche ich schon beschrieben habe, und welche HERTWIG als Depression auffaßt. Es ergab sich nun die mir selbst überraschende Tatsache, daß bei absolutem Nahrungsmangel die Anlage neuer Tentakel nicht aufhört, sondern eine starke Vermehrung stattfindet. Unter 67 Individuen vermehrten 15 ihre Tentakelzahl um 1,6 Tentakel pro Individuum, d. h. im ganzen um 21 Tentakel.

Demgegenüber steht eine Reduktion bei 5 Individuen um je 1,4 Tentakel, also um 7 Tentakel. Die übrigen veränderten sich nicht. Die Vermehrung beträgt also im ganzen durchschnittlich 0,16 für 30 Tage oder 0,053 pro Tag. Dabei, sowie auch in den Versuchen mit Futter finden wir natürlich, daß diejenigen mit der niedrigsten Tentakelzahl die stärkste Zunahme aufweisen.

Mittlere Zunahme der Tentakelzahl von *Hydra grisea* je nach Gruppen mit der gleichen Anfangszahl von Tentakeln während 3-monatlicher Futterkultur.

Anfangs- zahl der Tentakel	6		7		8		9		10	
Mittlere Zunahme	Ten- takel	Indi- viduen	Ten- takel	Indi- viduen	Ten- takel	Indi- viduen	Ten- takel	Indi- viduen	Ten- takel	Indi- viduen
	0,61	52	0,44	45	0,10	32	0,05	23	0	4

Eine Reduktion von Tentakeln ist, wie wir sehen, eine verhältnismäßig seltene Erscheinung. Wo sie dennoch eintritt, handelt es sich meistens darum, daß ein tief gespaltenen Tentakel vorhanden war, der zu einem Irrtum in der Zählung geführt hat und dessen einer Teil später resorbiert wurde. Daß bei solchen gespaltenen Tentakeln späterhin eine Regulation des einen Teiles eintritt, ebenso wie dislozierte Tentakel später wieder resorbiert werden, haben RAND und andere öfter erwähnt. Auch PARKE hat sie beschrieben. Dagegen scheint die Resorption eines normalen Tentakels, von der PARKE spricht, eine äußerst seltene Erscheinung zu sein, ich hatte sie wenigstens niemals direkt beobachtet. Die ungünstigen Bedingungen, denen er seine *Hydra viridis* aussetzt, bestehen darin, daß er die Pflanzen (*Elodea*), die sich in dem Gefäß befinden, verfaulen läßt. Man kann jederzeit beobachten, daß, wenn das Wasser, in dem sich *Hydra* befindet, verdirbt, der Tod eintritt, indem der ganze Körper langsam zerfließt. Die Tentakel, welche der Zersetzung die relativ größte Oberfläche

bieten, machen nun den Anfang bei diesem Prozeß, und es stimmt auch durchaus mit meinen Erfahrungen überein, wenn PARKE angibt, daß nach dem Wechseln von Wasser und Zusatz frischer Pflanzen sich die Tiere wieder erholt hätten, bei fortschreitender Verderbnis des Wassers dagegen der Tod eingetreten sei.

### Korrelation von Größe und Tentakelzahl.

Mit dem Einfluß der Ernährung hängt innig zusammen das Verhältnis zwischen Größe und Tentakelzahl. Miss PEEBLES (1897) mißt die Breite des Hypostoms und findet sie proportional der Tentakelzahl. Sie schließt daraus, daß auch die Größe des Körpers der Tentakelzahl proportional ist. Dieser Schluß scheint ein wenig übereilt. Da die Tentakel bekanntlich direkt vom Hypostom ihren Ausgang nehmen und die Zwischenräume zwischen ihnen so klein sind, daß sie kaum stark in der Größe variieren können, liegt es auf der Hand, daß die Breite des Hypostoms der Anzahl der Tentakel entspricht. Dagegen ist die Annahme a priori nicht bewiesen, daß die Größe des Hypostoms der Gesamtgröße des Tieres entspricht.

Nun ist die Größe, wie ich später noch im einzelnen zeigen werde, ein Produkt der Ernährung. Da ich zu dem Resultat gelangt bin, daß die Zunahme der Tentakel auch bei Hunger nicht aufhört, konnte ich meine Befunde nicht mit denen von PARKE in Einklang bringen. Hätte ich die Tiere, die gehungert haben, mit gut genährten gemischt gefunden, so würde ich mich gewiß vergeblich bemühen, eine Korrelation zwischen Größe und Tentakelzahl nachzuweisen. Ich unternahm also Kontrollmessungen, welche mir jedoch PARKES Befunde nur bestätigten. Ich fand dabei auf nachfolgender Tabelle verzeichnete Zahlen.

Verhältnis der Tentakelzahl von *Hydra grisea* zu ihrer relativen Länge.  
(Alle Längen sind in Millimeter angegeben.)

Tentakelzahl	5	6	7	8	9	10
Vor der Hungerperiode:						
Anzahl der Hydren	44	38	46	27	5	1
Mittlere Länge bei einem Durchmesser von 0,3 mm	2,43	3,73	4,61	6,53	9,41	4,18
Nach 30-tägigem Hungern:						
Anzahl der Hydren	16	17	14	15	3	—
Mittlere relative Länge	0,66	1,31	2,26	2,51	2,43	—

Relative Länge bedeutet nach PARKES Beispiel hier die Länge, welche alle Tiere in möglichst ausgestrecktem Zustand bei einem angenommenen, konstanten Durchmesser, als den ich den häufigen Fall von 0,3 mm annahm, besitzen würden. Natürlich sind diese Messungen keineswegs genau, denn Hydra ist nicht massiv, sondern ein Hohlzylinder mit einem veränderlichen Lumen, dessen Wandungen Dehnungsfähigkeit besitzen. Meine wiederholten Messungen zu verschiedenen Zeiten an demselben Objekt haben mich überzeugt, daß der Fehler klein genug ist, um ihn zu vernachlässigen, und daß wir trotzdem im ganzen zu richtigen Resultaten kommen.

Dabei bleibt aber die Tatsache bestehen, daß in den Hungerkulturen die Zahl der Tentakel im Durchschnitt eine Zunahme erfuhr, während die Größe sichtlich ungemein abnahm.

Um das genauer festzustellen, unternahm ich auch am Ende der Hungerperiode Messungen und fand, daß der Mittelwert der Länge der am Leben gebliebenen Tiere gegenüber 4,27 nur noch 1,68 mm betrug, das macht ein Verhältnis von 1:0,39. Trotz der Verminderung des Materials war also die Differenzierung des Körpers weiter fortgeschritten. Dabei trat die Reduktion nicht gleichmäßig ein, sondern sie schwankte stark. Im kleinsten Falle betrug sie 1:0,83, im größten 1:0,061. Wir würden uns vergeblich bemühen, die Ursachen dieser individuellen Unterschiede aufzusuchen. Trotz dieser Unterschiede in der Größenabnahme konnte ich aber feststellen, daß sich an den Verhältniszahlen im wesentlichen nichts geändert hatte. Nach wie vor war die Tentakelzahl proportional der Körperlänge.

In der Tentakelzahl der einzelnen Hydren ist eine ziemliche Veränderung eingetreten; da sie aber trotzdem noch der Körperlänge entspricht, so muß die Abnahme der Tentakelzahl mit einer verhältnismäßig größeren Abnahme des Volumens Hand in Hand gegangen sein als ein Stillstand oder gar eine Zunahme. In der Tat verhält sich das so, trotzdem die nächstliegende Voraussetzung wäre, daß bei Anlage der Tentakel ein Verbrauch von Material, also eine Verminderung der relativen Länge stattfindet. Teilen wir alle hungernden Tiere in 3 Gruppen, 1) solche, bei denen eine Zunahme von Tentakeln stattfindet, 2) solche, bei denen keine Veränderung der Tentakelzahl eintritt, 3) solche, bei denen die Tentakel eine Verminderung erleiden, so sehen wir, daß sich bei Gruppe 1 die Körperlänge verkürzt hat von 1 auf 0,45, bei Gruppe 2 von 1 auf 0,34, bei Gruppe 3 von 1 auf 0,22. Wir können das dahin formulieren: die Abnahme der Tentakelzahl ist



direkt proportional der Reduktion der Körperlänge, die Zunahme ist ihr umgekehrt proportional.

Im ganzen sehen wir, daß der Satz, den PARKE aufgestellt (p. 696): „The size of the hydra is in general directly proportional to the number of tentacles“ auf Wahrheit beruht, aber dahin modifiziert werden müßte: „Innerhalb einer Gruppe von Hydren, welche unter gleichen Existenzbedingungen leben, ist die Größe proportional der Tentakelzahl.“

### Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Geschlechtsreife.

Ich möchte diesen Abschnitt nicht schließen, ohne auf meine Erfahrungen über den Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Geschlechtsreife einzugehen. Als ich meine Arbeit begann, hoffte ich, auch etwas Näheres über diese vielumstrittene Frage zu erfahren. Das ist gerade das Anziehende an solch langwierigen Züchtungsversuchen, daß sie häufig Aufschluß geben über biologische Probleme, die auf andere Weise nicht zu lösen sind, und die sich „nebenbei“ als Resultate einstellen. LANGS Vorversuche sind hierfür ein hübsches Beispiel, aber ich will wenigstens meine negativen Resultate mitteilen.

Seit NUSSBAUMS berühmten Versuchen ist man vielfach der Ansicht, daß Hunger genügt, um gleich Geschlechtsreife hervorzurufen. In allerjüngster Zeit vertritt auch EUGEN SCHULTZ wieder diese Ansicht. Ich kann darauf nur erwidern, daß ich in meinen Kulturen bei vollständiger Abwesenheit von Nahrung auch niemals eine einzige geschlechtsreife Hydra fand. Dagegen traten zu gewissen Zeiten in meinen Futterkulturen geschlechtsreife Individuen epidemisch auf. Dieselbe Beobachtung hat auch HERTWIG bei *H. fusca* gemacht, der diese Erscheinung auf eine andere Ursache zurückführt, nämlich auf die Herabsetzung der Temperatur. Er gibt an, daß er sie jederzeit dadurch experimentell herbeiführen kann, und zwar sind es dann ausschließlich männliche Tiere, die sich bilden. Es scheint aber, daß sich diese Erfahrung auch nicht verallgemeinern läßt. Nicht nur konnte ich in meinen schon erwähnten Versuchen bei Kälte niemals ein einziges geschlechtsreifes Tier beobachten, ich fand auch im Juli während des heißesten Wetters außer zahlreichen mit Eiern oder Follikeln versehenen *H. grisea* geschlechtsreife *H. fusca*. Was die einseitige Hoden-

ausbildung in seinen Versuchen anbelangt, so will ich hier noch eine Erfahrung anschließen.

Während ich nämlich im Sommer 1905 verschiedene Geschlechtsprodukte bei *Hydra grisea* bekam, welche derselben Linie angehörten, so beobachtete ich im Winter 1905/6, daß sich die männlichen Geschlechtsprodukte ausschließlich auf die Descendenten (direkt oder indirekt) von 2 Tieren verteilten, die weiblichen dagegen auf die zwei anderen Linien. Bei der ziemlich großen Anzahl geschlechtsreifer Tiere, es traten 27 ♂ und 29 ♀ auf, besteht die Möglichkeit, daß es neben zwittrigen Linien (wohl zu unterscheiden von zwittrigen Individuen) auch rein männliche oder weibliche gibt. Diese Vermutung bedarf natürlich noch einer Bestätigung, aber sollte sie diese finden, so ließe sich die Tatsache, daß HERTWIG nur rein männliche Individuen fand, wohl damit erklären. Sein Material stammt von 6 Individuen. Ueber die Herkunft dieser Stammtiere gibt er nichts Näheres an, aber es ist anzunehmen, daß sie von einer und derselben Stelle stammen. Sie könnten nun sehr wohl, wenigstens zum Teil untereinander verwandt sein und vielleicht zufällig Angehörige von einer oder auch zwei rein männlichen Linien sein. Diese Trennung der Linien in verschiedene Geschlechter wäre ein gutes Mittel, um Befruchtung unter den Angehörigen einer Linie unwahrscheinlich zu machen. Gerade bei Tieren, bei denen viele ungeschlechtliche Generationen mit einer geschlechtlichen alternieren, ist es ja nötig, wie wir das bei den Protozoen sehen können, daß keine Verbindung zwischen zu nahen Verwandten stattfindet, wenn die Befruchtung ihren Zweck einer Auffrischung erfüllen soll. Versuche in dieser Richtung wären gewiß von hohem Interesse.

### Vererbung.

Ueber die Vererbung der Tentakelzahl ist der Literatur wenig Positives zu entnehmen. Hier und da taucht bei einem Autor die Frage danach auf, sie wird dann mit der in solchen Dingen üblichen Leichtigkeit entschieden. Es geschieht dies gewöhnlich in der Weise, daß man bei einigen Exemplaren die Anzahl der Tentakel des Muttertieres mit der der Knospen vergleicht und die daraus gewonnenen Resultate verallgemeinert.

HAAKE erwähnt z. B.: Man findet sehr oft ausgewachsene Exemplare dieser Art (*H. Roeseli*, wahrscheinlich *Syn. fusca*) mit

nur 4 Tentakeln, und was das Merkwürdigste ist, diese Vierzahl ist in den meisten Fällen erblich.“ Die eingehendsten Beobachtungen hierüber verdanken wir wieder PARKE. Von *Hydra viridis*, die ihm hauptsächlich als Material diente, sagt er nichts über die Vererbung der Tentakelzahl, es ließen sich aber indirekt Schlüsse aus seinen Angaben ziehen. Er stellt den Satz auf: die Größe der Knospe zur Zeit ihrer Ablösung ist proportional der Größe des Muttertieres. Das ist nicht überraschend, wenn man bedenkt, daß die Größe eine Funktion der Ernährung ist, Knospe und Muttertier aber einen kommunizierenden Magen haben, somit gewiß unter denselben Ernährungsbedingungen leben. Nimmt man aber die beiden anderen Sätze hinzu: 1) die Tentakelzahl der Knospe ist proportional ihrer Größe und der Größe des Muttertieres; 2) die Größe des Muttertieres ist proportional ihrer Tentakelzahl, so gelangt man zu dem Resultat, daß, wenn also die Größe der Knospe proportional ist der Größe des Muttertieres, so muß die Tentakelzahl der Knospe proportional sein der Tentakelzahl des Muttertieres. Das geht aber durchaus nicht aus den Tabellen, die er dazu gibt, hervor. Wenn wir die Tiere mit 4 und 9 Tentakeln, die nur je in der Einzahl vorhanden sind, vernachlässigen, so finden wir für die einzelnen Gruppen folgende Zahlen:

Vererbung der Tentakelzahl von *Hydra grisea* nach PARKE.

Mütter		Nachkommen		Erbzahl
Tentakelzahl	Anzahl	Mittlere Tentakelzahl	Anzahl	Proz.
5	24	5,12	24	61
6	39	4,59	39	10
7	14	5,58	14	0
8	5	5,40	5	0

Die Tabelle ist zum Teil nach PARKE, ich habe dabei weggelassen, was uns hier nicht interessiert, dagegen die Erbzahlen hinzugefügt.

Unter Erbzahl ist in dieser Tabelle der prozentuarische Gehalt an Nachkommen gemeint, welcher dieselbe Anzahl an Tentakeln hat wie die Mutter. Man ersieht leicht aus dieser Tabelle, daß von einer Vererbung, überhaupt von einer Gesetzmäßigkeit darin nichts zu finden ist.

Klarer ist das Resultat, das er bei *Hydra fusca* bekommt. Ich lasse hier seine Tabelle folgen, da ich jeweilen den Mittelwert der betreffenden Gruppe beigelegt habe.



94 Parent Hydra		148 Buds		Mittlere Tentakelzahl der Nachkommen
No. of Tentacles	No. of Hydra	No. of Tentacles	No. of Buds	
5	4	{ 2 4	5} 6}	5,67
6	84	{ 7 128	5} 6}	5,98
7	6	7	6	6,00

Er schließt aus diesen Zahlen: „The number of tentacles of the buds of the sixtentacled Hydra is the same as that of the parent.“ Bei einer näheren Prüfung liegen die Verhältnisse so, daß die 6-tentakligen Hydren, welche sich dem Mittelwert von 6,02 am meisten nähern, in ihrer Nachkommenschaft am meisten konstant sind, während die Nachkommen der beiden anderen Gruppen auch in demselben Sinne vom Mittel abweichen, wie die Mütter, aber in schwächerem Maße. Sie zeigen also neben der deutlichen Erblichkeit die Erscheinung, welche man als Regression bezeichnet.

Aus den früheren Abschnitten geht hervor, daß man die Tentakelzahl einer Hydra nicht sofort nach dem Ablösen vom Muttertier beurteilen darf.

Es wäre aber praktisch unmöglich, jede Hydra bis zu ihrer völlig abgeschlossenen Entwicklung isoliert zu halten und erst dann zu beurteilen, welche Tentakelzahl ihr zukommt. Man ist also gezwungen, einen früheren Zeitpunkt zu wählen. Dabei kommt zunächst in Betracht der Moment nach der Loslösung von der Knospe. Allein die Knospen lösen sich in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung los, einzelne tragen selbst schon wieder Knospen, während andere, besonders bei momentan eintretendem Nahrungsmangel, in einem viel früheren Stadium selbständig werden. Außerdem wird es auch zweckmäßiger sein, den Zeitpunkt der Beurteilung demjenigen der definitiven Entwicklung so sehr zu nähern wie irgend möglich, und dadurch den unvermeidlichen Fehler möglichst zu verringern. Dabei stoßen wir auf eine natürliche Grenze, an die wir uns aus praktischen Ursachen halten müssen. In dem Moment, wo ein junges Tier seinerseits schon eine wohlgesonderte Knospe trägt, sind wir gezwungen, es zu isolieren, um eine Verwechslung der Nachkommenschaft zu vermeiden. Damit ist uns auch ein sicheres, objektives Kriterium für den Zeitpunkt der Beurteilung gegeben. Es soll hierdurch gar

nicht gesagt werden, daß mit der Anlage von tentakeltragenden Knospen die Entwicklung der Tentakel des Muttertieres einen Abschluß gefunden hat, wie man wohl auch meinen könnte. Gewiß ist auch dieser Moment nur willkürlich gewählt und die Grenze, die wir ziehen, eine künstliche. Aber bei der innigen Korrelation jeder Entwicklung ist anzunehmen, daß bei konstanten Bedingungen die Tentakel- mit der Knospenanlage gleichen Schritt hält, und daß wir somit gleichwertige, gleichaltrige Individuen miteinander vergleichen.

Die Berechtigung, ein frühes Stadium als das vollentwickelte anzunehmen, muß erst erwiesen werden. Entspricht wirklich die Tentakelzahl eines jungen Tieres derjenigen des erwachsenen Tieres? Wäre es nicht möglich, daß nur im Tempo der Tentakelentwicklung Unterschiede existieren, und daß die spätere Vermehrung der Tentakel dem zuzuschreiben ist, daß die Tiere, welche in der Entwicklung zurückgeblieben sind, die übrigen einholen und ihre Tentakelzahl auf die Norm komplettieren? In gewissem Maße trifft dies auch zu. Auf der folgenden Tabelle ist die Vermehrung der Tentakel dargestellt, welche die einzelnen Gruppen von Tieren je nach ihrer ursprünglichen Tentakelzahl innerhalb 3 Monate erfahren.

Vermehrung der Tentakel von *Hydra* je nach Gruppen mit verschiedener Ausgangszahl durch 3 Monate.

	6	7	8	9	10
Anfangszahl	58	73	49	24	7
Anzahl der Hydrén	38	32	5	1	0
Absolute Zunahme					
Mittlere Zunahme pro Individuum	0,61	0,44	0,10	0,05	0

Man sieht sofort, daß die Vermehrung für die 6-tentakligen viel größer ist als für die 7-tentakligen (0,61:0,44), daß die Tiere mit 8 Tentakeln nur noch einen unwesentlichen Zuwachs, die 9-tentakligen einen kleineren und die 10-tentakligen gar keinen mehr aufweisen. Es wäre nun nicht schwer auszurechnen, innerhalb welcher Zeit die 6-tentakligen die 7-tentakligen, diese wieder die 8-tentakligen einholen u. s. f., bis sie alle die Zahl von 10 erreicht haben. Dann könnte natürlich von Vererbung der Tentakelzahl nicht mehr die Rede sein, man könnte höchstens von einer Vererbung der Dauer der Entwicklungszeit sprechen, einem physiologischen Merkmal, das an sich vielleicht

ebenso unter die Gesetze der Vererbung fällt, wie irgend ein morphologisches.

Eine Prüfung meiner Zahlen in anderer Richtung zeigt aber, daß wir es nicht nötig haben, auf Grund dieser Tatsachen auf eine Analyse der Vererbungserscheinung der Tentakelzahl zu verzichten. Die in der vorstehenden Tabelle angeführten Zahlen beziehen sich auf 3 Monate, sie sagen nichts darüber aus, wie sich die Zunahme über diese 3 Monate verteilt. Das kann man aus der folgenden Tabelle ersehen.

Veränderung der Tentakelzahl von *Hydra grisea* vom Zeitpunkt der Bildung der ersten Knospe an während einer 3-monatlichen Futterkultur.

	Zunahme		Abnahme		Stillstand der Individuen	Absolute Zunahme		Mittlere Zunahme pro Individuum
	Tentakel	Individuen	Tentakel	Individuen		Tentakel	Individuen	
Im 1. Monat	33	24	3	3	124	30	151	0,20
Im 2. Monat	28	21	2	2	128	26	151	0,17
Im 3. Monat	12	10	0	0	141	12	151	0,08
Im Verlauf von 3 Monaten	73	49	5	5	97	68	151	0,45

Im 1. Monat ist die Zunahme am größten, im 2. ist sie schon bedeutend kleiner, im 3. ganz unwesentlich, im Mittel 0,20, das bedeutet für ungefähr jede 5. *Hydra* eine Zunahme von einem Tentakel, 0,17 für jede 6. und 0,079 für jede 13. Die Zählungen gehen leider nicht weiter, aber wir können aus dieser fortschreitenden Abnahme schließen, daß mit dem Ablauf des 3. Monats die Anlage neuer Tentakel, vielleicht mit einigen wenigen Ausnahmen, so gut wie abgeschlossen ist, jedenfalls wäre der Fehler dann ein sehr kleiner.

Ich will hier noch hervorheben, daß ich, um einen Versuchsfehler zu vermeiden, indem z. B. schlechtere Bedingungen in den Kulturen die Anlage neuer Tentakel verhindert hätten, diesen Versuch nicht einmal, sondern in 2 aufeinander folgenden Jahren gemacht habe. Die Zahlen der Tabelle beziehen sich also auf 2 Versuchsreihen, die hier vereinigt sind, weil sie ganz gleichlautende Resultate ergaben.

Vergleichen wir also die Zahl, welche wir als Ausgangspunkt für jede Gruppe genommen haben, mit der Zahl, welche sie nach abgeschlossener Entwicklung erreicht hat, so finden wir 6—6,61,



7—7,44, 8—8,10, 9—9,05. Die Tentakelzahl nach abgelaufener Entwicklung ist folglich proportional der Tentakelzahl zur Zeit der ersten Knospenbildung.

Daraus leite ich die Berechtigung ab, von dem Tier, welches eben eine Knospe entwickelt hat, auf das vollkommen ausgebildete zu schließen und es zu Erblichkeitsversuchen zu benutzen.

Die zweite höchst wichtige Fehlerquelle ist der Einfluß der äußeren Bedingungen. Wie wir gesehen haben, ist er ungemein stark, und wir kennen die Natur dieser Bedingungen noch nicht einmal genügend, um sie zu regulieren. Das Mittel, welches wir gebrauchen müssen, ist an sich ebenso einfach wie schwierig zu handhaben. Wir müssen die Bedingungen absolut gleichmäßig gestalten, dann werden die Unterschiede, welche wir zwischen den einzelnen Exemplaren finden, wirklich der Ausdruck ihrer ererbten oder individuellen inneren Veranlagung und nicht das Produkt der Einflüsse ihrer Umgebung sein.

Theoretisch ist eine solche absolute Gleichheit natürlich undenkbar, praktisch kann man ihr ziemlich nahe kommen. Der Zoologe ist in dieser Beziehung entschieden im Vorteil vor dem Botaniker, er wird dadurch zum Teil entschädigt für die größere Mühe, mit der er seine Resultate gewinnt. Bei einer Pflanze, welche an einer Stelle festgewachsen ist, werden die geringfügigsten Unterschiede in Bezug auf Raum, Licht, Sonnenwärme und Düngung eine große Rolle spielen, weil sie durch ihr Leben hindurch anhalten. Bei dem frei beweglichen Tiere liegen die Verhältnisse ganz anders. In unserem Falle konnte das Licht, wenn es überhaupt eine Rolle spielt, und die Wärme für alle Tiere leicht dieselbe sein. Wasser und Nahrung wurden so häufig erneuert, daß, wenn selbst manchmal eine Begünstigung des einen oder anderen Tieres erfolgt ist, sich das im Laufe der Zeit gewiß ausgleichen mußte. Dabei ist es noch ein besonderer Vorzug unserer Objekte, daß sie keine empfindliche Periode durchmachen, im Verlauf derer äußere Einflüsse entscheidend wirken, sondern in Bezug auf das zu berücksichtigende Merkmal eigentlich ihr ganzes Leben hindurch in der empfindlichen Periode stehen.

Nach all diesen einleitenden Bemerkungen wenden wir uns endlich dem Kernpunkt der Frage zu:

Ist die Tentakelzahl bei *Hydra grisea* erblich?

Diese Frage kann man wieder verschieden auffassen, weil das Wort erblich keinen scharf umgrenzten Sinn in sich schließt. Zunächst, und in diesem Sinne haben es frühere Forscher getan, kann man sie so formulieren, daß man fragt: Besitzt eine Hydra immer dieselbe Tentakelzahl wie ihre Mutter in dem betreffenden Entwicklungsstadium? Der Entscheid ist nicht schwer zu führen. Prüft man einige knospentragende Hydren und vergleicht die Anzahl der Tentakel der Knospe mit der der Mutter, so findet man, daß nicht nur viele Knospen weniger Tentakel besitzen als das Muttertier, was man leicht mit ihrem geringeren Alter motivieren könnte, sondern auch viele eine größere Zahl von Tentakeln als die Mutter tragen. Damit ist die Frage bereits gelöst, und wir gelangen zu dem Resultat:

Die Anzahl der Tentakel einer Hydra vererbt sich nicht immer auf ihre Nachkommen.

Nunmehr zerfällt das Problem in mehrere Unterfragen. Eine absolute Erblichkeit war bei Tieren, die eine so hohe fluktuierende Variation zeigen, von vorneherein nicht anzunehmen. Immerhin könnte noch ein großer Prozentsatz die gleiche Tentakelzahl wie ihre Mütter aufweisen. Es könnte auch der Mittelwert der Tentakel der Nachkommenschaft proportional der Tentakelzahl des Muttertieres sein.

Um diese Fragen zu beantworten, habe ich meine Versuche angestellt. Ich habe zu diesem Zweck nicht gleichzeitig, sondern mit größeren Unterbrechungen im Lauf von 2 Jahren 26 Individuen von *Hydra grisea* aus dem Zürichsee kultiviert und ihre Nachkommenschaft zum Teil bis in die 6. Generation geprüft.

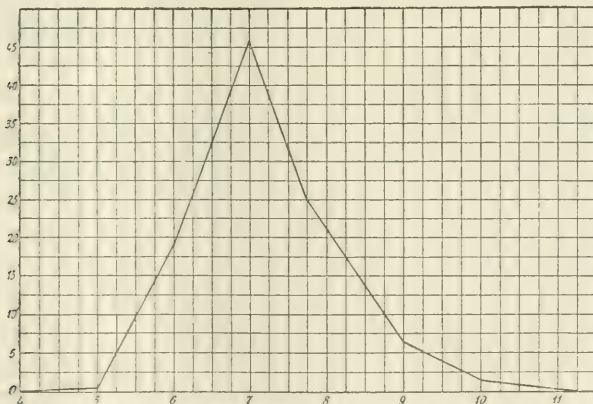
Welches ist das Kriterium für den Erblichkeitswert eines Merkmals? Wir haben kein bestimmtes Maß dafür, sondern können es nur nach seinem Verhalten zur Selektion beurteilen.

Wenn eine Erblichkeit der individuellen Eigenschaften überhaupt vorhanden ist, so müssen sich die Eigenschaften durch einige Generationen hindurch steigern lassen. DE VRIES gibt dem Bd. I, p. 96 klaren Ausdruck. Er sagt: „Die Frage, ob solche Variationen erblich sind, fällt somit zusammen mit derjenigen, ob sie durch Selektion verstärkt werden können. Soweit mir bekannt, liegen noch keine Versuche vor, in denen die Unmöglichkeit der Steigerung irgendwelcher individuellen Variationen nachgewiesen wurde.“

Ein Versuch, in dem die Unmöglichkeit einer solchen Steigerung ein- für allemal bewiesen wird, ist nicht wohl denkbar, allein in- zwischen hat JOHANNSEN an mehreren Beispielen nachgewiesen, daß eine Verstärkung wenigstens nicht stattfinden muß, und daß die scheinbare Steigerung nur auf einer Isolation von Typen beruht.

Wie verhält sich das nun in meinen Kulturen?

Betrachten wir zuerst die 990 Nachkommen der 26 Individuen, welche die Stammtiere der reinen Linien waren, in ihrer Gesamt- heit, so haben wir das vor uns, was JOHANNSEN eine Population nennt. [Ich nehme mir hier das Recht, meine Reihen von direkten Nachkommen eines einzigen Individuums als reine Linien zu be- zeichnen, obwohl reine Linien in JOHANNSENS Sinne eigentlich etwas anderes bedeutet. Ich lasse hierbei nicht außer acht, daß ich es hier nicht mit wirklichen reinen Linien zu tun habe, aber ich finde keinen anderen Ausdruck für meine Familien, die sich, wie ich später zeigen werde, in gewissem Sinne auch wie reine Linien verhalten.] Sie gruppieren sich ähnlich um ein Mittel, wie das gesamte Material von Individuen, welche untersucht wurden (Kurve 8).



Kurve 8. Variation der Nachkommen von 26 Individuen.

Teilen wir sie nun in Gruppen von je 6-, 7—9-tentakligen Tieren, wobei alle, die eine höhere Tentakelzahl haben, als 9 ihrer Seltenheit halber mit zu den 9-tentakligen gezählt wurden, ebenso die 5-tentakligen mit den Sechsern vereint und prüfen die Nachkommen jeder Gruppe für sich, so erhalten wir die Zahlen:

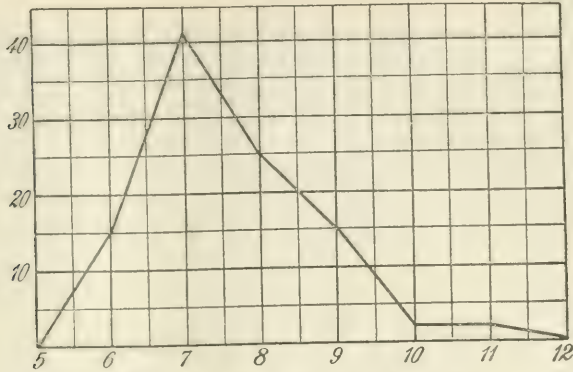


Tabelle über das Verhältnis der Tentakelzahl von Hydren aus dem See zu dem Mittelwert ihrer Nachkommenschaft.

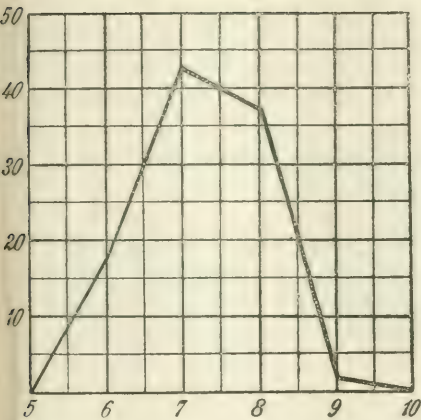
6			7			8			9		
Anzahl d. Mütter	Nachkommen		Anzahl d. Mütter	Nachkommen		Anzahl d. Mütter	Nachkommen		Anzahl d. Mütter	Nachkommen	
	Mittel- wert	Anzahl		Mittel- wert	Anzahl		Mittel- wert	Anzahl		Mittel- wert	Anzahl
9	6,943	364	9	7,296	310	4	7,344	166	4	7,383	125

Wir können daraus ersehen, daß die Nachkommen der Gruppe von 6 Tentakeln den kleinsten Mittelwert haben, während er bei den Gruppen mit höherer Tentakelzahl langsam, aber stetig steigt. Wir finden also innerhalb der Population eine deutliche Erbllichkeit. Doch diese Erbllichkeit ist durchaus nicht absolut, die Unterschiede in der Nachkommenschaft sind ziemlich klein, der Rückschlag dagegen sehr bedeutend. Wie kommt das? Wir haben gesehen, daß die „Regression“ in JOHANNSENS Kulturen ihre Ursache hat in der mangelhaften Isolierung der einzelnen Gruppen, was wieder auf die Transgression zurückzuführen ist. Von diesem Gesichtspunkt aus ist die Größe der Regression in unserem Falle leicht zu verstehen, denn die transgressive Variabilität ist für die Tentakelzahl der einzelnen Linien von Hydra ungemein groß.

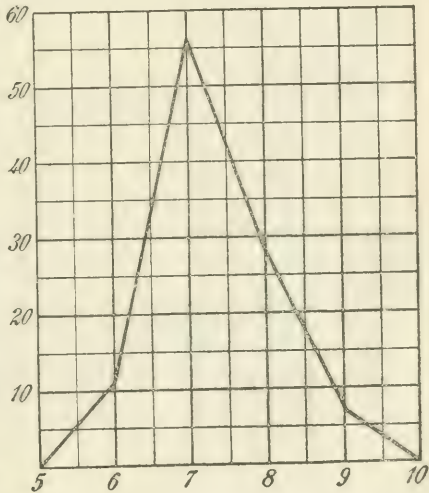
Infolge dieser Transgression gibt uns die Beschaffenheit eines Individuums noch keinen Aufschluß über den Charakter der Linie, der es angehört. So hat, um ein Beispiel willkürlich herauszugreifen, das Stammtier der Linie 23 mit Tentakelzahl 5 einen in der 1. Generation höheren Mittelwert der Nachkommenschaft (7,22), als Stammtier der Linie 6 mit der Tentakelzahl 9 (7,11). Nur ein gewisser, aber geringer Grad der Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß ein Tier mit niederer Tentakelzahl auch einer Linie mit niederem Mittelwert angehört, es könnte auch die Minusvariante einer Linie mit hoher Tentakelzahl sein. Um ein Tier zu beurteilen, müssen wir seine Nachkommenschaft kennen. Dies ist dadurch ermöglicht worden, daß jedes Individuum für sich gehalten und seine Nachkommenschaft geprüft wurde. Die Nachkommen jedes einzelnen Tieres lassen sich wieder um ein Mittel gruppieren. Ich gebe hier das Variationspolygon von 3 wieder zufällig gewählten Linien.



Kurve 9. Stammtier von Linie 9.



Kurve 10. Stammtier von Linie 18.



Kurve 11. Stammtier von Linie 21.

Linie 1.

	Mutter Tent.	Nachkommen						Mutter Tent.	Nachkommen									
		Mw. Tent.	An- zahl	Proz. Tent.						Mw. Tent.	An- zahl	Proz. Tent.						
				6	7	8	9		10			6	7	8	9	10		
Stammtier	6	6,71	41	37	56	7												
Generation																		
I	6	6,83	30	27	63	10		7	6,86	22	41	36	18	5				
II	6	7,17	12	25	42	25	8	7	7,17	34	15	55	26	4				
III								7	7,00	9	33	33	33					
IV								7										





Linie 6.

[illegible]

Linie 7.

[illegible]



Vererbung bei ungeschlechtl. Fortpflanzung von *Hydra grisea*. 357

Linie 12.

6 = 20 Proz.  
7 = 63 „  
8 = 15 „  
9 = 2 „

Stammtier: Tentakel 6, Descendenten 46, Mw. Tentakel 7,00.

Generation	Mutter Tent.	Nachkommen								Mutter Tent.	Nachkommen								Mutter Tent.	Nachkommen							
		Mw. Tent.	Anzahl der Nachkommen	Proz. Tent.					Mw. Tent.		Anzahl der Nachkommen	Proz. Tent.					Mw. Tent.	Anzahl der Nachkommen		Proz. Tent.							
				6	7	8	9	6				7	8	9	6	7				8	9						
I	6	6,5	40	25*	50	23	2	7	6,95	85	27	56	10	7	8	6,98	66	29*	43	24	4						
II	6	7,00	42	20	60	20	—	7	7,02	51	27	51	16	6*	8	7,32	17	24	35	35	6						
III	6	6,93	26	26	57	12	4	7	7,09	31	29	46	19	6*													
IV								7	7,05	28	26	52	15	7													
V								7	7,13	20	25*	25	40	5													
VI								7	7,09	25	19	52	29	—													
VII								7	6,93	21	21	64	15	—													

Linie 13.

Stammtier									7	6,74	37	41	43	16	—												
Generation																											
I	6	6,39	37	65	29	5	—		7	6,75	26	25	75	—	—	8	6,49	31	52	45	3	—					
II	6	6,25	26	75	25				7	6,23	32	77	23	—	—	8	6,16	19	84	16	—	—					
III	6	6,39	26	65	31	4			7	6,25	16	75	25	—	—												

Linie 14.

Stammtier									7	6,53	32	50	47	3													
Generation																											
I	6	6,50	24	50	50	—	—		7	6,36	22	64	36	—	—	8	6,61	18	50	39	11						
II									7	6,41	30	65	29	6	—												
III									7	6,21	34	79	21	—	—												

Linie 15.

	Mutter Tent.	Nachkommen										Mutter Tent.	Nachkommen										Mutter Tent.	Nachkommen									
		Mw. Tent.	Anzahl	Proz. Tent.									Mw. Tent.	Anzahl	Proz. Tent.									Mw. Tent.	Anzahl	Proz. Tent.							
				6	7	8	9	10	11	6	7				8	9	10	11	6	7	8	9				10	11						
Stammtier	8	7,46	41	10	44	34	11																										
Generation																																	
I	8	7,45	26	12	53	23	6	6			9	7,16	11	9	64	27	—																
II	8	7,44	18	8	56	28	4		4		9	7,92	21	—	33	42	25																
III	8	7,17	25	10	53	27	8		2		9	7,83	24	8	42	21	21	4	4														
IV	8	7,07	41	12	62	12	—	3			7	6,93	21	24	62	14																	
V	8	7,18	26	15	58	23	4																										

Linie 16.

Stammtier	12	7,64	25	10	32	55		3																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																		</
-----------	----	------	----	----	----	----	--	---	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----

Linie 17.

Stammtier	10		8,00	19	7	43	7	29	14																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												</
-----------	----	--	------	----	---	----	---	----	----	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----





Linie 22.

Stammtier: Tentakel 7. Descendenten 41, Mw. Tentakel 7,85.

6 = 5 Proz.  
7 = 28 „  
8 = 50 „  
9 = 12 „  
10 = 5 „

Generation	Mutter Tent.	Nachkommen							Mutter Tent.	Nachkommen							Mutter Tent.	Nachkommen									
		Mw. Tent.	Individuen	Proz. Tent.				Mw. Tent.		Individuen	Proz. Tent.				Mw. Tent.	Individuen		Proz. Tent.									
				6	7	8	9				6	7	8	9				6	7	8	9	10					
I	7	7,30	37	16	43	35	6	8	7,55	36	8	40	36	14	10	7,12	23	22	48	26	4						
II	7	7,65	17	12	23	53	12	8	7,46	25	12	40	40	8													
III	7	8,22	14	7	21	29	43*	8	7,46	19	16	37	31	16													
IV								8	7,13	13	69	8	23	0													

Linie 23.

Muttertier: Tentakel 5.  
Descendenten 44, Mw. Tent. 7,22.  
5 = 3 Proz.  
6 = 12 „  
7 = 52 „  
8 = 25 „  
9 = 7 „

Generation	I	II	III
	9 7,38 34 12 44 26 18	9 7,47 34 6 56 26 12	9 7,29 17 6 59 35 0

Linie 24.

Stammtier: Tentakel 6.  
Descendenten 27, Mw.  
Tentakel 6,48.  
6 = 59 Proz.  
7 = 33 „  
8 = 8 „

Generation	I	II	III
	6 6,65 35 65 22 0 13	6 7,15 13 15 54 31	6 6,67 15 33 67

Linie 25.

Stammtier: Tentakel 7. Descendenten 33, Mw. Tentakel 8,18.

6 = 3 Proz.  
7 = 18 „  
8 = 43 „  
9 = 30 „  
10 = 6 „

Generation	I	II	III
	7 8,18 33 3 18 43 30*	8 7,48 25 4 32 54 0	10 7,65 44 10 34 37 13 0
	7 7,90 20 40 40 10*	8 7,84 14 7 36 21 39	10 7,56 16 25 19 44 0 12
	7 7,58 12 7 33 50 8	8 8,25 12 0 42 25 33*	

Linie 26.

Muttertier: Tentakel 9. Descendenten 37, Mw. Tentakel 7,22.

6 = 11 Proz.  
7 = 44 „  
8 = 31 „  
9 = 11 „  
10 = 3 „

Generation	I	II	III
	7 7,16 38 20 50 24 6	8 7,48 25 12 44 36 8*	9 7,50 24 29 29 29 21
	7 7,50 19 16 32 46 6	8 7,79 21 16 47 6 21	9 6,94 17 41 35 19 5*
	7 7,00 37 25 48 20 0		

Wir kommen nun, nachdem wir gesehen haben, daß die Selektion innerhalb unserer Population wirksam sein kann, zu der Frage: welchen Einfluß hat die Selektion innerhalb der reinen Linien?

Zu diesem Zwecke wurde von jedem Individuum, soweit dies möglich, ein Nachkomme als Repräsentant der extremen Minusvarianten und einer als Vertreter der Plusvarianten zur Weiterzucht ausgewählt. Aus anderen Gründen wurde meist auch ein Descendent mit der gleichen Tentakelzahl wie das Muttertier ausgewählt, so daß wir häufig 3 Vertreter erhalten, einen mit niederer, einen mit mittlerer und einen mit hoher Tentakelzahl. Eine Durchsicht der Tabelle zeigt uns, daß die Mittelwerte für die Nachkommen der einzelnen Vertreter stark schwanken, nirgends ist es auffallend und direkt wahrzunehmen, daß die Nachkommen der Minusvarianten einen geringeren Mittelwert zeigen als die der Plusvarianten. Doch sind die Zahlen infolge der zu geringen Anzahl von Individuen, welche berücksichtigt werden konnten, zu unregelmäßig, um für sich allein zu sprechen. Ich fasse deshalb alle Linien zusammen und gebe sie in der Gesamtheit wieder. Es wurde von 25 reinen Linien je ein Repräsentant mit der niedrigsten Tentakelzahl im Mittel 6,48 ausgewählt. Diese 25 Individuen gaben eine Nachkommenschaft von 867 Individuen mit einem Mittelwert von 7,20 Tentakeln. Demgegenüber gestellt wurde je ein Individuum, welches die Plusvariante der betreffenden Linie vertrat. Von 15 dieser Linien wurden auch Vertreter mit einer mittleren Zahl von Tentakeln ausgewählt (7,48), welche 530 Nachkommen mit einem Mittelwert von 7,27 Tentakeln produzierten. Die 687 Nachkommen dieser 25 Plusvarianten, welche im Mittel 8,60 Tentakel besaßen, hatten einen Mittelwert von 6,26 Tentakeln.

Aus diesen Zahlen läßt sich nichts Bestimmtes ableiten. Die Nachkommen der Vertreter mit hoher Tentakelzahl haben entschieden einen höheren Mittelwert als die Nachkommen der Zweige mit niederer Tentakelzahl. Jedoch die Gruppe von Müttern von mittlerer Tentakelzahl (7,48) hat einen noch höheren Mittelwert der Nachkommenschaft, so daß wir hier die Abweichung einem Zufall zuschreiben könnten.

Da jedoch nicht alle Linien in dieser mittleren Gruppe vertreten sind, so können wir auch den hohen Mittelwert ihrer Nachkommen auf die Ursache zurückführen, daß sich zufällig unter ihr mehr Angehörige von Linien mit hoher Tentakelzahl befinden.



Wir können also den Entscheid über den Einfluß der Selektion innerhalb der reinen Linie nicht nach dieser 1. Generation fällen, sondern müssen ihn einer 2. Generation überlassen. Ist ein solcher Einfluß überhaupt vorhanden, so muß die Differenz zwischen beiden Extremen nicht nur weiter bestehen, sondern sich vergrößern. Das ist nicht der Fall. Eine Prüfung der Zahlen ergibt, daß, wenn bei strenger Isolierung nach demselben Prinzip wie in der 1. Generation verfahren wurde, die 2. Generation von Minusvarianten, 648 Abkömmlinge von 23 Individuen mit dem Mittelwert 6,61, einen Mittelwert von 7,29 hat, während die 488 Nachkommen der Plusvariante (8,43) einen Mittelwert von nur 7,26 aufweisen. Die mittlere Gruppe, welche Descendenten von 10 Linien mit dem Mittelwert 7,50 aufweist, besitzt diesmal nur 7,14 im Mittel. Damit ist die Entscheidung gefällt. Die Selektion ist innerhalb der reinen Linie wirkungslos, sie ist nicht im stande, die Typen zu verschieben.

Dagegen ließe sich einwenden, daß 2 Generationen nicht genügen, um eine Aenderung herbeizuführen, daß dazu einige, ja zahllose Generationen gehören. Im allgemeinen ist dieses Argument jetzt nicht mehr so beliebt wie früher. Gerade zu Anfang der Herrschaft der Descendenztheorie versuchte man alles, was sich nicht direkt beobachten und beweisen ließ, dadurch zu erklären, daß der Zeitraum der Beobachtung zu kurz sei.

Jetzt haben die Erfahrungen der Züchter gezeigt, daß es dieser großen Zeiträume glücklicherweise nicht bedarf, sondern daß sich die Resultate, die überhaupt erreicht werden können, schon nach wenigen Generationen einstellen. Man erwartet nun auch nicht mehr von zahllosen Generationen, daß sie etwas zu stande bringen werden, wovon in den ersten Generationen nicht einmal eine Andeutung vorhanden ist. Wir dürfen also annehmen, daß die weiteren Generationen uns nichts Neues bringen werden. Wir finden ihre Resultate auf untenstehender Uebersichtstabelle verzeichnet.

Tabelle über den Einfluß der Selektion innerhalb der reinen Linien.

Generation	Minimum				Mittlere Gruppe				Maximum			
	Mütter		Nachkommen		Mütter		Nachkommen		Mütter		Nachkommen	
	Mw.	Anzahl	Mw.	Anzahl	Mw.	Anzahl	Mw.	Anzahl	Mw.	Anzahl	Mw.	Anzahl
I	6,48	25	7,20	867	7,48	15	7,27	530	8,60	25	7,26	687
II	6,61	23	7,29	648	7,50	10	7,14	336	8,43	23	7,26	488
III	6,79	14	7,21	366	7,33	3	7,39	75	8,00	14	7,51	403
IV	6,25	4	7,22	87	7,00	2	7,42	58	8,50	4	7,07	109

Die 3. Generation bringt noch einen scheinbaren Fortschritt der Selektion, der Mittelwert der Nachkommen der Plusvarianten beträgt 7,51 gegenüber 7,39 der mittleren Gruppe und 7,21 der Descendenten der Minusvarianten. Dieser scheinbare Fortschritt verschwindet aber wieder gänzlich in der 4. Generation. Hier tritt wieder das Gegenteil ein, die Gruppe mit niedriger Ausgangszahl besitzt einen bedeutend höheren Mittelwert als die mit hoher. Zwischen 7,02 und 7,22 ist ein großer Unterschied, der vielleicht daher kommt, daß zu wenige Linien so weit gezüchtet werden konnten.

### Kreuzung und vegetative Bastardspaltung.

Bis jetzt zeigen meine Versuche eine erfreuliche Uebereinstimmung mit JOHANNSENS schönen Resultaten. Der Wert dieser Uebereinstimmung wird dadurch erhöht, daß es sich um ein Material von so durchaus verschiedener Natur handelt. Das, was JOHANNSEN für Selbstbefruchtung nachgewiesen hat, gilt in dem behandelten Fall für ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Dabei dürfen wir aber nicht die Unterschiede vernachlässigen, welche zwischen den reinen Linien mit obligater Selbstbefruchtung und meinen Kulturen bestehen.

Hydra ist ein Objekt, bei welchem mit einer Reihe ungeschlechtlich erzeugter Generationen wohl immer eine Befruchtung, und zwar bei dieser getrennt-geschlechtlichen Form bestimmt keine Selbstbefruchtung alterniert. Ob diese Kreuzung nach einer gewissen Zeit eintreten muß, wieviel ungeschlechtliche Generationen aufeinander folgen können, das sind Fragen, über welche wir noch keine Klarheit haben. Aber wie dem auch sei, jedenfalls haben wir es nicht mit Vertretern reiner Linien, sondern mit Kreuzungsprodukten, Bastarden im weitesten Sinne des Wortes zu tun.

Versuchen wir also aus dem vorhandenen Material zu schließen, welchen Regeln das Merkmal, mit welchem wir uns beschäftigen, bei Kreuzungen gehorcht. Direkte Kreuzungsversuche sind nicht angestellt worden, und sie sind auch mit zu vielen technischen Schwierigkeiten verbunden, um in erforderlichem Umfang bald ausgeführt zu werden. Aber das wäre vielleicht gar nicht notwendig. Man erkennt ja die Bastarde an ihren Nachkommen, und die vegetative Bastardspaltung verhält sich ebenso wie die geschlechtlich erzeugter Organismen. DE VRIES führt Bd. II,

p. 674 eine Reihe von Beispielen an, wo die Bastardnatur vegetativ sich vermehrender Pflanzen Ursache sektorialer Variationen ist. Er bemerkt, daß solche veränderliche Teile in ihren Nachkommen sich konstant verhalten.

Bei dem großen Aufsehen, welches die Wiederentdeckung des MENDELSchen Gesetzes gemacht hat, ist es immer die erste Sorge, neue Befunde damit in Einklang zu bringen. Ueber das Verhalten typischer MENDELScher Bastarde bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung scheinen noch keine Angaben vorzuliegen, jedoch können wir uns recht wohl vorstellen, daß es dasselbe wäre wie bei der Selbstbefruchtung.

DE VRIES hat den Versuch gemacht, zu beweisen, daß auch sogenannte Halb- und Mittelrassen, sowie Rassen mit starker fluktuierender Variabilität der MENDELSchen Regel gehorchen, wenn auch ihre Zahlen keine Genauigkeit besitzen. In dem vorliegenden Fall läßt es sich unschwer erkennen, daß er nicht die entfernteste Beziehung zum MENDELSchen Gesetz hat. Ich brauche wohl hier dessen Grundzüge nicht zu wiederholen, sondern kann sie als bekannt voraussetzen. Das durchaus Charakteristische bei den MENDELSchen Kreuzungen ist das Dominieren des einen Merkmals über das andere in der 1. Generation. Das muß nicht absolut sein, wie neuere Forschungen gezeigt haben, ist aber stets erkennbar.

Als 1. Generation müßten wir diejenigen Hydren auffassen, die sich direkt aus dem befruchteten Ei entwickelt haben. Solche gelangten nicht zur Beobachtung. Dagegen könnten wir das zweite Kriterium für MENDELSche Kreuzungen aufsuchen. In der 2. Generation tritt bekanntlich eine Spaltung ein; das recessive Merkmal kommt bei einem gewissen Prozentsatz der Nachkommenschaft wieder zum Vorschein. Die recessiven Individuen sind dann keine Bastarde mehr, ihre Gameten sind rein und sie müssen sich bei Selbstbefruchtung als durchaus konstant erweisen. Wir müßten also in unseren Kulturen neben den Linien mit dominierendem Charakter, von denen sich diese mit recessivem Merkmal im weiteren Verlauf wieder abspalten, auch solche mit dem rein recessiven Merkmal, also ganz gleichförmige und konstante auffinden. Wir können uns nun leicht überzeugen, daß sich unter unseren reinen Linien nicht eine befindet, welche eine solche Konstanz aufweist. Alle variieren mehr oder weniger stark.

Nach welchen anderen Regeln kann die Kreuzung verlaufen? Für die Kenntnis des Verhaltens meristischer Merkmale bei



Kreuzungen läßt uns die Zoologie wieder vollkommen im Stich, wir müssen uns an das Wenige halten, was in der Botanik darüber bekannt ist. Wir finden wieder bei DE VRIES darüber einige Angaben. Er berichtet über Kreuzungen von polycephalem Mohn mit solchem ohne Nebenkarpelle, welche eine Nachkommenschaft von 86 Proz. ganz ohne Nebenkarpelle, 14 Proz. mit Karpellomanie, aber in geschwächtem Maße, lieferten. Jedoch gelingt es ihm aus 2 Exemplaren, welche die väterliche Eigenschaft am stärksten zeigen, wiederum eine Rasse zu züchten, welche der großväterlichen sehr nahe kommt. Wir sehen also, daß sich Nachkommen der Bastarde wieder spalten und isolieren lassen. Ebenso findet er bei *Plantago lanceolata ramosa*, dem zu 50 Proz. verzweigten Wegerich, den er mit dem unverzweigten kreuzt, 25 Proz. verzweigte Nachkommen. Ueber den Grad der Verzweigung gibt er nichts an, es ist aber anzunehmen, daß auch er in den Bastarden abgeschwächt war. Eine Kombination von gefülltem und ungefülltem Mohn zeigt in der 1. Generation weder das Merkmal des Vaters noch der Mutter rein, sondern geringe Grade der Umwandlung von Staubfäden in schmale Blumenblätter.

Ebenso findet er bei einer Kreuzung von 3-blättrigem Klee mit 5-blättrigem unter den Nachkommen zahlreiche Vierblätter. In diesen Fällen handelt es sich allem Anschein nach um intermediäre Bastarde, d. h. solche, welche die Mitte zwischen ihren Eltern halten. Ursprünglich hielt man alle Bastarde für intermediär, später lenkte das Studium der Spaltungsgesetze die Aufmerksamkeit so sehr von ihnen ab, daß man sogar an ihrem Vorkommen zweifelte, bis in neuerer Zeit ihnen wieder der Platz eingeräumt wurde, der ihnen zukommt. Gewöhnlich gebraucht man den Ausdruck intermediär nur für Artbastarde und meint dann solche, in denen die elterlichen Eigenschaften derart kombiniert sind, daß sie sich das Gleichgewicht halten. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß auch Bastarde, deren Eltern sich nur durch ein einziges Merkmal unterscheiden, als intermediär aufgefaßt werden können. Ein Beispiel hierfür wäre, wenn das Merkmal, welches beim Vater plus, bei der Mutter minus vorhanden war, im Bastarde nur die halbe Intensität zeigt.

Auch Bastarde, welche in der Färbung eine Zwischenform vorstellen, wie z. B. Kreuzungsprodukte verschiedener Menschenrassen, gehören in diese Kategorie.

Während also bei spaltenden Bastarden keine wirkliche Verschmelzung der Eigenschaften stattfindet, stellen die intermediären

Bastarde eine wirkliche Zwischenform vor. Sie sind Angehörige eines neuen Typus, der bei fortgesetzter Selektion nicht wieder in seine Elemente zerfallen kann, sondern sich in seinen Nachkommen als konstant erweist.

Das Wort konstant ist dabei nur als bedingt aufzufassen, sie sind konstant in ihrer Variabilität, denn die fluktuierende Variabilität kommt ihnen natürlich ebenso gut zu, wie den reinen Linien.

Kehren wir von diesem allgemeinen Exkurs zu unseren Befunden zurück. Wir haben gesehen, daß auch bei fortgesetzter Kultur von *Hydra* sich keine Extreme isolieren lassen. Nachstehende Tabelle zeigt uns, daß auch keine Spaltung eintritt, wenn wir anhaltend Tiere mit derselben Tentakelzahl zur Weiterzucht auswählen.

Tabelle über die prozentuarischen Erbzahlen für die Gruppen mit gleicher Tentakelzahl während einer Isolierung durch 5 Generationen.

Tentakel- zahl	6			7			8			9		
Generation	Anzahl der Mütter	Nach- kommen		Anzahl der Mütter	Nach- kommen		Anzahl der Mütter	Nach- kommen		Anzahl der Mütter	Nach- kommen	
		Erbzahl in Proz.	An- zahl		Erbzahl in Proz.	An- zahl		Erbzahl in Proz.	An- zahl		Erbzahl in Proz.	An- zahl
I	19	27	808	15	41	498	22	29	745	12	16	330
II	14	27	508	16	42	466	19	28	554	8	18	185
III	13	22	336	17	42	451	10	33	202	6	31	154
IV	9	21	175	11	37	229	6	32	109	1	8	40
V	4	25	86	4	34	77	2	20	56	1		

In jeder Gruppe obiger Tabelle wurden durch 5 Generationen immer nur Individuen mit der gleichen Tentakelzahl wie ihre Mütter weitergezüchtet. Die Erbzahlen steigen aber nicht, sie schwanken unbedeutend, bleiben aber im wesentlichen für jede Gruppe gleich. Dieser Umstand spricht in hohem Maße für die Wahrscheinlichkeit, daß wir es hier mit nichtspaltenden, also intermediären Bastarden zu tun haben.

In Bezug auf ihre Erbzahlen ist eine Population *Hydra* ein Gemisch von Halb- und Mittlrasen im Sinne von DE VRIES. Als Mittlrasen definiert DE VRIES solche Rassen, bei denen ein Merkmal in einem gewissen, manchmal auch nicht hohen Prozentsatz von Individuen vorkommt. Durch anhaltende Auslese kann man jedoch schnell einen Fortschritt erzielen und sie zu einer

weit höheren Anzahl von Erben, bis gegen 100 Proz., bringen. Doch unterscheidet sie sich von einer reinen Rasse immer dadurch, daß sie häufig „Atavisten“ hervorbringt, deren Zahl rasch zunimmt, sobald die Selektion aussetzt.

Dasselbe ist bei der Halb- oder Mittelrasse der Fall. Diese unterscheidet sich ihrerseits von der Mittelrasse dadurch, daß sie nur eine sehr geringe Prozentzahl von Erben besitzt, und daß die Selektion bei ihr sehr langsam wirksam ist. Eine gewisse Höhe der Erbzahl, etwa 25 Proz., kann dabei nicht überschritten werden. DE VRIES bemüht sich Bd. II eifrig, den Unterschied und die Grenze zwischen Halb- und Mittelrassen festzustellen.

Uns kommt es hier nicht darauf an, festzustellen, ob die reinen Linien von Hydra Halb- oder Mittelrassen bedeuten. Das Wesentliche ist wieder ihr Verhalten zur Selektion. Sowohl Halb- als auch Mittelrassen sind, wenn auch in verschiedenem Grade, der Selektion zugänglich. Wie es in dieser Hinsicht mit den reinen Linien von Hydra steht, zeigt die letzte Tabelle schon zur Genüge. Allein hätten wir die Auswahl so getroffen, wie die Tabelle zeigt, mit dem Ziel extreme Rassen zu züchten, so hätten wir nicht die beste Methode der Selektion angewendet, sondern wir wären so vorgegangen, wie es wohl früher vielfach üblich war.

Die modernen Züchter gehen nicht so vor, daß sie diejenigen Exemplare, welche das Merkmal aufweisen, einfach behalten und die übrigen ausmerzen, sondern es wird das „VILMORINSche Prinzip“ angewendet. Dieses beruht in der Hauptsache darauf, daß man die Nachkommen jedes einzelnen Individuums gesondert für sich beurteilt, und dann diejenigen Mütter, welche den höchsten Prozentsatz von Erben aufweisen, zur Weiterzucht auswählt. Auf diese Weise ist der Fortschritt ein viel schnellerer. Aber auch der erste Weg müßte, wenn auch langsamer und nicht direkt, zum Ziele führen. Er beruht auf dem Ausroden von Atavisten. „Atavist“ bedeutet Verschiedenes. Es ist darunter einerseits zu verstehen ein Rückschlag auf einen großelterlichen Typus, von welchem an den Eltern nichts zu sehen war, andererseits eine Minusvariante einer durch Selektion in einer bestimmten Richtung entwickelten Rasse. Im ersten Fall wird das Auswählen der Träger des Merkmals einen Fortschritt erzielen, im zweiten Fall, wie uns JOHANNSENS Versuche lehren, nur scheinbar. Bei Organismen mit Fremdbefruchtung wird es immer schwer zu entscheiden sein, welche Art von „Atavismus“ vorliegt. Bei reinen Linien kann dagegen darüber kein Zweifel sein. Es ist aber der



Unterschied der Verhaltens der beiden Befruchtungsarten in dieser Hinsicht von JOHANNSEN niemals genügend beobachtet worden.

DE VRIES führt Bd. II, p. 337 für synkotyle Rassen von Sonnenblumen aus, daß die atavistischen Zuchtrassen einen wenn auch langsamen Rückschritt zeigen, ohne sich bestimmt darüber zu äußern, wie die Befruchtung erfolgt ist.

Wir haben gesehen, daß die Erbzahlen im Verlaufe mehrerer Generationen sich nicht steigern, es wäre nun ein Leichtes zu beweisen, daß die „Atavisten“ ebenso gute Erben sind wie die Träger des Merkmals.

Ebenso macht es keine Schwierigkeiten nachzuweisen, daß auch bei der Auswahl der besten Erben kein Fortschritt stattfindet. Wählen wir zu diesem Zweck nur diejenigen Linien, deren prozentuarische Erbzahlen 50 betragen, und sehen wir, wie sie sich im Verlaufe der Generationen verhalten.

Die Zahlen dieser Tabelle bedürfen wohl keiner Erläuterung, sie sprechen für sich selbst. Was sie deutlich ausdrücken ist:

1) Auch eine Auswahl von Linien mit hoher Erbzahl bewirkt keinen Fortschritt.

2) In den Erbzahlen der „Erben“ und „Atavisten“ besteht kein Unterschied.

Tabelle über die prozentuarischen Erbzahl von „Erben“ und Atavisten einer 7-tentakligen Mittelrasse.  
Ausgangsmaterial: 8 Hydren aus dem Zürichsee. Nachkommen 284.  
Erbzahl 47.

Generation	Anzahl der Mütter	Erben		Atavisten	
		Erbzahl	Anzahl	Erbzahl	Anzahl
I	8	46	329	50	303
II	7	45	286	48	248
III	6	58	192	53	198
IV	6	41	140	53	165

### Zusammenfassung und Schluß.

Welches sind die Resultate dieser Arbeit? Ueber das tiefere Wesen der Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung gibt sie uns keinen Aufschluß, sondern wir müssen uns mit Vermutungen, die wir daraus ableiten, vorläufig begnügen. So interessant es wäre, die Unterschiede, welche zwischen der Vererbung bei zweierlicher und bei einerlicher oder ungeschlechtlicher Fortpflanzung bestehen, zu studieren, ein Problem, welches

die Zukunft gewiß in Angriff nehmen wird, so können wir die Lösung nicht von Versuchen an Hydra erhoffen. Die hoch ausgebildete transgressive Variabilität dieser Form bedingt ein unentwirrbares Durcheinander von Fäden, und da auch eine fortgesetzte Isolation keine Reinigung herbeiführen kann, so wird es wohl kaum je möglich werden, den Weg durch dieses Labyrinth zu finden. In anderer Beziehung können wir aus den Resultaten dieser Versuche etwas lernen. Sie bilden ein weiteres Beispiel für den Unterschied der Erbllichkeit innerhalb einer Population und innerhalb reiner Linien. Wir können die Resultate hier in verschiedene Sätze zusammenfassen, von denen sich einer aus dem anderen ergibt:

1) In einer Population von Hydra ist die Selektion wirksam, innerhalb der reinen Linien ist sie ganz ohne Einfluß.

2) Im Falle 1 ist die Regression eine teilweise, im 2. Falle ist sie vollständig.

3) Die „Atavisten“ eines durch Selektion teilweise gereinigten Gemenges werden schlechtere Erbzahlen besitzen als die Erben. Die Erbzahlen der „Atavisten“ innerhalb der reinen Linien sind dieselben, wie die Erbzahlen der Merkmalsträger.

Wenn die allgemeine Gültigkeit dieser Tatsache einmal bewiesen werden sollte, so wird sie auch von größerer Bedeutung für eine Frage sein, die jetzt im Vordergrund des Interesses steht, ob wir uns die gewaltigen Umwandlungen, die das Reich der Organismen seit seinem Bestehen erfahren hat, durch die Summierung kleiner Abweichungen erklären können, oder ob wir anderer Annahmen bedürfen. Jetzt wäre es noch verfrüht, darüber entscheiden zu wollen. Was der Vererbungslehre fehlt, sind überhaupt nicht Theorien, an denen leidet sie keinen Mangel, sondern das ist ein großes Material von Tatsachen und Erfahrungen. Es wird Sache der nächsten Zeit sein, die Resultate umfangreicher und zahlreicher Versuche, welche mit präziser Fragestellung unternommen werden müssen, an Stelle der verworrenen Anschauungen zu setzen, die heute noch vielfach herrschen. Dabei wird hoffentlich auch die einzelterliche Vererbung nicht zu kurz kommen, sondern ihre Kenntnis die Voraussetzung bilden für das Studium von Kreuzungen.

---

## Literaturverzeichnis <sup>1)</sup>.

---

### a) Arbeiten über *Hydra*.

- 1744 TREMBLEY, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre des Polypes d'eau douce à bras en forme de cornes, Leyde.
- 1744 \*BAKER, H., Essai sur l'histoire naturelle du Polype Insect.
- 1755 ROESEL VON ROSENHOF, Historie der Polypen und anderer kleinen Wasserinsekten. Insektenbelustigung. 3. Teil, Bd. II.
- 1773 \*LICHTENBERG, J. C., Einige Versuche mit Polypen. Hannoverische Magaz., 11. Jahrg., Stück 5.
- 1844 LAURENT, Zoophytologie. VAILLANT: Voyage autour du Monde sur la bonité, Paris.
- 1850 HANCOCK, A., Notes on a species of *Hydra*. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. LII.
- 1853 ECKER, AL., Entwicklung des grünen Armpolypen, Freiburg.
- 1872 KLEINENBERG, *Hydra*, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, Leipzig.
- 1876 \*KOROTNEFF, A., Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire. Arch. de Zool. exp. et gén., T. V.
- 1878 — Sur le développement de l'œuf de la Hydre. Compte rend.
- 1878 MERESCHKOVSKY, On the mode of development of the tentacles in the genus *Hydra*. Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol. XXV, Ser.
- 1878 ENGELMANN, T. V., Ueber TREMBLEYS Umkehrungsversuche an *Hydra*. Zool. Anz., 1. Jahrg.
- 1879 ASPER, *Hydra* der Limmat. Vierteljahrsschrift d. nat. Gesellschaft Zürich, 24. Jahrg., p. 115.
- 1879 \*HAAKE, W., Zur Speciesunterscheidung in der Gattung *Hydra*. Zool. Anz., 2. Jahrg., No. 43.
- 1880 ASPER, Beiträge zur Kenntnis der Tiefseefauna in den Schweizer Seen. Zool. Anz., 3. Jahrg., p. 204.

---

1) Die mit einem \* bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich, ich zitiere sie aber der Vollständigkeit halber nach anderen Autoren.



- 1880 HAAKE, W., Zur Blastologie der Gattung Hydra. Jen. Zeitschrift f. Naturw., Bd. XIV.
- 1880 \*KERSCHNER, Entwicklungsgeschichte von Hydra. Zool. Anz., Bd. III, p. 454.
- 1880 HARTOG, On the mode in which Hydra swallows its prey. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XX, p. 243.
- 1882 HAMANN, Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVII, p. 458—464.
- 1882 MARSHALL, W., Ueber einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen und über eine neue Form von Hydra viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVII, Heft 4, p. 664.
- 1883 JICKELI, Der Bau der Hydroidpolyphen. Morph. Jahrb., Bd. VIII, p. 373.
- 1883 LANG, ALBERT, Ueber die Knospung bei Hydra und einigen Hydroidpolyphen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV, p. 365.
- 1883 HAMANN, O., Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVII.
- 1883 KOROTNEFF, A., Zur Kenntnis der Embryologie der Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVIII.
- 1883 JUNG, H., Beobachtungen über die Entwicklung des Tentakelkranzes von Hydra. Morph. Jahrb., Bd. VIII.
- 1887 \*LEYDY, JOSEF, Remarks on Hydra. Proc. ac. N. Lc. Philadelphia, p. 311—313.
- 1887 NUSSBAUM, M., Ueber die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitteilung. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, p. 265.
- 1888 GRENWORD, M., On digestion in Hydra, with some observations on the structure of the Entoderm. The Journal of Physiology.
- 1890 NUSSBAUM, M., Die Umstülpung der Polyphen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, p. 513.
- 1890 SCHNEIDER, K. C., Histologie von Hydra mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat.
- 1890 ZOJA, R., Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull' Hydra. Bollet. Scientifico, Anno XII, No. 3 e 4.
- 1891 BRAUER, Entwicklung der Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LII, p. 169—216.
- 1895 WETZEL, G., Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, Heft 1, p. 70—96.
- 1896 CLÉMENTEAU, EMILY, Notes of a Home Naturalist. Science Gossip N. S., Vol. III.
- 1897 PEEBLES, FLORENCE, Experimental studies on Hydra. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. V, p. 794—819.
- 1898 WETZEL, G., Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, Heft 1, p. 70—96.
- 1898 ZYKOV, Ueber die Bewegung der Hydra fusca. Biol. Centralbl., Bd. XVIII, p. 270.
- 1898 PEEBLES, FLORENCE, The Effect of Temperature in the Regeneration of Hydra. Zool. Bull. Boston, Vol. II, p. 125.

- 1898 ANDREWS, E. A., Some Ectosarcical Phenomena in the Egg of *Hydra*. J. Hopkins Univ. Circ., Vol. XVIII, p. 1—3.
- 1899 RAND, HERBERT W., Regeneration and Regulation in *Hydra viridis*. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VIII.
- 1900 PARKE, H. H., Variation and Regulation of Abnormalities in *Hydra*. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. X.
- 1899 RAND, HERBERT W., The Regulation of Graft-Abnormalities in *Hydra*. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. IX.
- 1901 SCOURFIELD, *Hydra* and the surface Film of Water. Journ. Quekett micr. Club, Vol. VIII, p. 137.
- 1902 HEFFERAN, MARY, Experiments in grafting *Hydra*. Science N. S., Vol. XV, p. 467.
- 1906 HERTWIG, Ueber Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra*. Biol. Centralbl., Bd. XXVI, p. 489.
- 1906 SCHULTZ, EUGEN, Ueber Reduktionerscheinungen. II. Ueber Hungererscheinungen bei *Hydra fusca*. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XXI.
- 1906 HADSI, IYVAN, Vorversuche zur Biologie von *Hydra*. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XXII.
- 1906 HERTWIG, O., Zur Biologie von *Hydra fusca*. Biol. Centralbl., Bd. XXVI.

#### b) Arbeiten über Variation und Vererbungslehre.

- 1865 MENDEL, GREGOR, Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn, Bd. IV.
- 1881 HAECKEL, E., Monographie der Medusen.
- 1886 VILMORIN, Notices sur l'amélioration des plantes par les semis, Paris.
- 1889 GALTON, Natural Inheritance, London.
- 1894 BATESON, W., Materials for the study of variation.
- 1895 BROWNE, On the variation of tentaculocysts of *Aurelia aurita*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXVII.
- 1895—97 DRIESCH, H., Neuere Beiträge zur exakten Formenkunde in englischer Sprache. Kritische Referate. B. Variationsanalytische Beiträge. Arch. f. Entwicklungsmech., I. Bd. I, II. Bd. III, III. Bd. V.
- 1896 HAAKE, W., Ueber numerische Variation typischer Organe.
- 1896 AMMON, O., Der Abänderungsspielraum. Naturwissenschaftl. Wochenschrift, No. 12—14.
- 1898 BATESON, W., On progress in the study of variation. Science Progress, Vol. VII (N. S. Vol. II), No. 6.
- 1899 BALLOWITZ, E., Ueber Hypomerie und Hypermerie bei *Aurelia aurita* LAM. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VIII.
- 1899 DUNKER, G., Die Methode der Variationsstatistik. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VIII.
- 1900 HARGITT, CH., Variation among Hydromedusae. Science N. S., Vol. XII, p. 340.

- 1901 CORRENS, C., Ueber Bastarde zwischen Rassen von *Zea Mays*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XIX.
- 1901 HARGITT, CH., Variation among Hydromedusae. Biol. Bull. Boston, Vol. II, p. 221, 251, 389.
- 1902 HARGITT, CH., Variation among Hydromedusae. N. S., Vol. XVI, p. 344.
- 1903 DE VRIES, H., Die Mutationstheorie, Bd. II, Leipzig.
- 1903 JOHANNSEN, W., Ueber Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien, Jena.
- 1904 LANG, ARNOLD, Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* MÜLLER und *Helix nemoralis* L. Festschrift zum 70. Geburtstag von ERNST HAECKEL, p. 439, Jena.
- 1906 LANG, ARNOLD, Ueber die MENDELSchen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Variation und Mutation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verhandlungen der Schweiz. Naturforscher-Ges., Luzern.
-



# Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten.

Von

**Gustav Rolle, Erfurt.**

Hierzu Tafel XIV u. XV und 14 Figuren im Text.

---

Trotz des enormen Anwachsens der zoologischen Literatur kommt es doch noch zuweilen vor, daß man über die Organe häufig vorkommender einheimischer Tiere in der Literatur keine befriedigende Auskunft findet, sei es, daß darüber noch keine genügenden Beobachtungen vorliegen, sei es, daß Angaben nur an versteckten Stellen stehen, wo man sie nicht vermutet und nicht leicht findet.

Herr Professor H. E. ZIEGLER schlug mir vor, den Pallialkomplex der einheimischen Nacktschnecken *Limax* und *Arion*, über welchen nur wenige Angaben vorliegen, durch Rekonstruktion darzustellen und vor allem dem renopericardialen Verbindungsgang besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Ich fühle mich verpflichtet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. ZIEGLER zu danken für die mannigfachen Anregungen und das Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegenbrachte.

Die Existenz von renopericardialen Verbindungsgängen bei den Gasteropoden wurde wohl zuerst durch GEGENBAUR in seinen Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden (1855) nachgewiesen. Die Durchsichtigkeit dieser pelagischen Gasteropodenformen macht es begreiflich, daß bei ihnen die Kommunikation zwischen Herzbeutel und Niere zuerst beobachtet wurde. Durch die Untersuchungen von HANCOCK, BÜTSCHLI u. a. wurde dann auch bei Prosobranchiern und Opisthobranchiern eine solche Verbindung zwischen Nephridien und Pericard nachgewiesen. Bei den

Pulmonaten erfolgte die Auffindung des Renopericardialganges verhältnismäßig spät, was wohl daran liegen mag, daß man zuerst die Stylommatophoren, und zwar als typischen Repräsentanten derselben *Helix pomatia* zur Untersuchung wählte; der Renopericardialkanal der Stylommatophoren ist aber relativ klein und kann nur auf Schnittserien mit Sicherheit nachgewiesen werden. O. NÜSSLIN war es, der bei *Helix pomatia* den Renopericardialkanal beobachtete, und damit zum ersten Male die Existenz dieses Kanales bei einem Repräsentanten der Pulmonaten nachwies. Diese grundlegenden Untersuchungen gaben die Anregung zu zahlreichen weiteren Beobachtungen, welche zu dem Resultat führten, daß bei allen Gasteropodenfamilien der Herzbeutel mit der Niere in Kommunikation steht.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf eine Anzahl einheimischer Stylommatophoren und Basommatophoren; für manche der von mir untersuchten Species ist der Renopericardialkanal vorher noch nicht bekannt gewesen, für einige andere ist er wohl schon von früheren Autoren aufgefunden und beschrieben worden, aber sie haben es meist unterlassen, eine klare Abbildung davon zu geben, und das ist wohl auch der Grund, weshalb man in keinem der gebräuchlichen Lehrbücher eine genaue Darstellung oder eine brauchbare Figur vom Pallialkomplex unserer gemeinen, überall häufig vorkommenden Nacktschnecken findet. Ich habe mir deshalb die Aufgabe gestellt, für die in unserer Gegend häufigen Nacktschnecken *Limax* und *Arion* eine genaue Beschreibung des pallialen Organkomplexes und vor allem auch eine brauchbare Abbildung davon zu geben. Bei den Basommatophoren *Lymnaeus stagnalis* und *Planorbis carinatus* habe ich ein im Vergleich zu den Stylommatophoren relativ großes Nephrostom gefunden. Ich habe versucht, den Grund der Größendifferenz des Renopericardialkanals bei Stylommatophoren und Basommatophoren zu erkennen und glaube auch eine Erklärungsmöglichkeit dafür gefunden zu haben (vergl. den Abschnitt IV). Am Atrium von *Lymnaeus stagnalis* habe ich eine Pericardialdrüse beobachtet von ganz ähnlicher Beschaffenheit, wie sie GROBBEN für manche Prosobranchier beschrieb (*Haliotis*).

Die Pericardialhöhle der Mollusken wird bekanntlich gegenwärtig von den meisten Zoologen als ein echtes Cölom angesehen; ich will im folgenden Kapitel die Argumente anführen, die für diese Auffassung sprechen.

## 1. Das Cölom der Mollusken.

Die Gebrüder O. und R. HERTWIG haben in ihrer Cölomtheorie (1881) die Mollusken zu den Pseudocöliern gestellt, sie sprechen also diesem Stamme des Tierreiches den Besitz einer echten (sekundären) Leibeshöhle ab. Der große, den Darmtraktus und die Geschlechtsorgane umschließende Hohlraum ist allerdings zweifellos kein echtes Cölom, sondern ein mit Blut erfülltes Schizocöl (primäre Leibeshöhle, Protocöl oder Pseudocöl), ein dauernd bestehender Rest des Blastocöls; auch die Muskulatur hat einen ausgeprägt mesenchymatischen Charakter, wie er sonst für die Schizocölier typisch ist. Dennoch ist wohl zu beachten, daß die Mollusken außer dem Schizocöl auch noch eine echte sekundäre Leibeshöhle besitzen, welche freilich auf einen relativ kleinen Raum, den Herzbeutel, reduziert ist<sup>1)</sup>. Die Pericardialhöhle der Mollusken ist auf jeden Fall als ein Cölom zu betrachten, denn sie ist mit einem Epithel ausgekleidet und steht durch einen oder mehrere Kanäle, die mit einem Flimmertrichter beginnen, mit der Außenwelt in Verbindung. Phylogenetisch kann man sie als ein Gonocöl auffassen und sie demgemäß durch Erweiterung der Gonadenhöhle und und Differenzierung derselben in einen sterilen Abschnitt und die eigentliche Gonade sich entstanden denken oder sie im Sinne der von H. E. ZIEGLER begründeten Nephrocöltheorie als eine Erweiterung des obersten Teiles des Exkretionsorganes ansehen.

Die Gebrüder HERTWIG, die sich konsequent auf den Boden ihrer Enterocöltheorie stellen, sind neuerdings nicht abgeneigt, die Pericardialhöhle der Mollusken als Cölom anzuerkennen, möchten sie aber als Enterocöl ansprechen. In der 7. Auflage seines Lehrbuches der Zoologie (1905) sagt RICHARD HERTWIG auf p. 323:

„Wichtig würde es für die Begründung dieser Ansicht sein, wenn es sich bestätigen sollte, was allerdings bestritten wird, daß sich bei *Paludina vivipara* die Leibeshöhle (Herzbeutel) als Enterocöl durch Divertikelbildung des Darmes anlegt.“

Die Resultate der ontogenetischen Untersuchungen sind indessen für diese Auffassung des Pericards als Enterocöl nicht günstig.

1) C. GROBBEN und H. E. ZIEGLER sind schon in den 80er Jahren für diese Auffassung eingetreten. ZIEGLER homologisierte schon in seiner Schrift über die Entwicklung von *Cyclas cornea* die Pericardialhöhle der Mollusken mit dem Cölom der Chaetopoden (1885, p. 557) und führte diese Ansicht in seinem Vortrage über die Cölomfrage (1898) genauer aus.



Die Angabe v. ERLANGERS, bei *Paludina vivipara* gehe das Pericard aus Darmdivertikeln hervor, steht ganz isoliert da, und in der späteren Arbeit von TÖNNIGES wird der Auffassung v. ERLANGERS widersprochen. Bei den meisten Mollusken, deren Entwicklung bekannt ist, entsteht das Cölom im Innern von Mesodermstreifen, ohne jeden Zusammenhang mit dem Entoderm. Bei manchen Gasteropoden gehen Niere, Pericard und Herz aus einer gemeinsamen ektodermalen Anlage hervor; so verhält sich z. B. *Limax maximus* (nach J. MEISENHEIMER) und *Planorbis corneus* (nach O. PÖTZSCH).

Die Pericardialhöhle der Mollusken hat eine vorwiegend exkretorische Funktion und steht oft auch in Beziehung zum Genitalapparat.

Auf den letztgenannten Punkt legen die Vertreter der Gonocöltheorie natürlich besonderes Gewicht. Eine direkte Kommunikation der Gonadenhöhle mit dem pericardialen Cölomabschnitt, wie sie in der Tat bei manchen Mollusken vorkommt, ist demnach als das ursprüngliche Verhalten anzusehen. In verschiedenen Klassen des Molluskenstammes finden wir eine solche Kommunikation zwischen Genitalhöhle und Herzbeutel, und zwar namentlich bei solchen Formen, welche auch in ihrer sonstigen Organisation noch primitive Merkmale aufweisen, so bei den Solenogastres und bei den Cephalopoden. Bei *Solemya* und einigen anderen Lamellibranchiern, ebenso bei manchen primitiven Prosobranchiern (Dioto-cardier) mündet die Gonade in das Nephridium ganz in der Nähe des renopericardialen Verbindungsganges ein; darin ist wohl die Andeutung einer früheren, innigeren Beziehung zwischen Gonade und Herzbeutel bei der gemeinsamen Stammform aller Mollusken zu sehen. Wahrscheinlich ist auch die benachbarte Lage der Nierenöffnung und Geschlechtsöffnung bei den Chitonen und den meisten Lamellibranchiern im Sinne der Gonocöltheorie zu deuten.

Vom Standpunkt der Nephrocöltheorie sind die erwähnten Beziehungen des pericardialen Cöloms zu den Genitalorganen, insbesondere die Kommunikation des Herzbeutels mit der Gonadenhöhle als sekundär erworben zu betrachten. Wie schon im Namen Nephrocöltheorie liegt, betonen die Vertreter dieser Theorie besonders die exkretorische Funktion des Cöloms; hierin wäre die ursprüngliche Bedeutung der sekundären Leibeshöhle zu sehen. In manchen Fällen hat dieses Nephrocöloin ein beträchtliches Volumen erreicht, und es ist denkbar, daß auf diese Weise die Gonade bei einigen Formen in die Cöloinwand zu liegen kam. Zu Gunsten

der Auffassung der Pericardialhöhle der Mollusken als Nephrocölon spricht die Existenz eines oder mehrerer flimmernder Verbindungsgänge zwischen Herzbeutel und Nephridien. Solche Renopericardialkanäle sind bei sämtlichen Mollusken, soweit man sie daraufhin untersucht hat, gefunden worden, ausgenommen so aberrante Gruppen wie die Scaphopoden, bei denen ja der ganze Zirkulationsapparat rudimentäre Beschaffenheit aufweist, oder gar Rhodope, jenes winzige, an Turbellarien erinnernde Mollusk, welches wohl in die Nähe der Nudibranchier zu stellen ist, sicher aber keine primitive, sondern eine sekundär stark modifizierte Form darstellt. Auch in dem Vorkommen von Pericardialdrüsen innerhalb verschiedener Molluskenklassen — deren Kenntnis hauptsächlich C. GROBBEN zu verdanken ist — kann man ein Argument zu Gunsten der Nephrocöltheorie sehen.

## II. Das Cölon und die Niere bei den Gasteropoden.

Ehe ich zur Besprechung meiner Untersuchungen übergehe, halte ich es für angebracht, in den folgenden Abschnitten zunächst einen kurzen Ueberblick über die Cölonverhältnisse bei den übrigen Gasteropoden zu geben, da die Pulmonaten einen hochgradig differenzierten Seitenzweig des Molluskenstammes darstellen und ohne Berücksichtigung des phylogenetischen Zusammenhanges mit den übrigen Gasteropoden kaum richtig beurteilt werden können.

### Prosobranchier und Heteropoden.

Wir beginnen mit der Besprechung der Prosobranchier, derjenigen Gasteropodengruppe, welche der gemeinsamen Stammform aller Schnecken verwandtschaftlich am nächsten steht. Primitive Merkmale zeigt vor allem auch der Pallialkomplex und zwar besonders bei der Unterordnung der Diotocardier, welche, wie schon im Namen liegt, noch zwei Herzvorkammern besitzen, zum Teil auch noch zwei Nieren, von denen allerdings die eine bald mehr, bald weniger rückgebildet ist. Sind zwei Nieren vorhanden, so stehen sie in der Regel auch beide durch je ein Nephrostom in Verbindung mit dem Pericard.

Am vollkommensten haben sich die ursprünglichen Cölonverhältnisse nach den Untersuchungen von B. HALLER (1894) bei *Cemoria*, einem primitiven Diotocardier, erhalten. *Cemoria* wird

im System gewöhnlich zu den Fissurelliden gerechnet, weicht aber von *Fissurella* beträchtlich ab hinsichtlich der Beziehungen zwischen nephropericardialen und genitalem Cöloin. HALLER fand bei *Cemoria* die beiden nahezu symmetrischen Nephridien jederseits in ihrem Endabschnitt durch einen Wimpertrichter mit dem Pericard in Verbindung stehend. Nicht weit von diesen renopericardialen Kanälen münden die hier

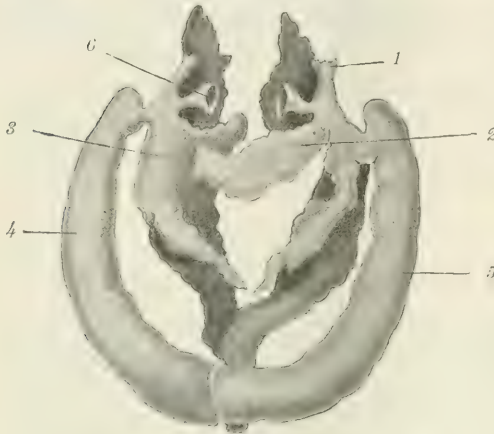


Fig. 1. Ursprüngliches Verhalten des Geschlechts- und Nierensystems bei den Gasteropoden (*Cemoria noachina*) nach HALLER 1894. 1 Nierenpapille mit äußerer Nierenöffnung, 2 rechtes Nephridium, 3 linkes Nephridium, 4 linkes Ovarium, 5 rechtes Ovarium, 6 Nierentrichter mit Renopericardialöffnung.

paarigen Geschlechtsorgane in die Ausführungsgänge der Nephridien, die somit nicht nur als Harngang, sondern gleichzeitig als Gonodukt funktionieren (Textfig. 1); es erinnert dies sehr an das vorhin erwähnte Verhalten mancher primitiver Lamellibranchier (*Solemya*).

Die meisten der lebenden Prosobranchier haben sich aber mehr oder weniger von den eben geschilderten, schematisch einfachen Verhältnissen, wie sie *Cemoria* zeigt, entfernt.

Man ist aber wohl berechtigt anzunehmen, daß bei den früheren Erdepochen angehörenden, ausgestorbenen Vorfahren der Prosobranchier ähnliche Beziehungen zwischen Herzbeutel, Nieren und Genitalorganen bestanden haben. Bei *Fissurella* finden wir wohl zwei Nieren, die rechts und links vom After in die Mantelhöhle einmünden; das linke Nephridium ist aber sehr reduziert und kommuniziert nicht mehr mit dem Pericard (nach HALLER). Die unpaare Gonade mündet durch Vermittelung des rechten Nierenausführungsganges in die Mantelhöhle.

Bei *Haliotis*, *Turbo* und *Trochus* sind noch beide Nephridien vorhanden. Das linke Nephridium hat seine exkretorische Funktion fast ganz verloren, steht aber immer noch mit dem



Pericard in Kommunikation und hat eine besondere Mündung in die Mantelhöhle. Für das rechte Nephridium wurde von früheren Autoren eine Kommunikation mit dem Pericard gelegnet; nach den neuesten Untersuchungen ist ein Renopericardialgang auch auf der rechten Seite vorhanden, so daß also beide Nieren mit dem Pericard in Verbindung stehen.

Die Cylobranchier, zu welchen die artenreiche Familie der Patelliden gehört, besitzen ebenfalls zwei Nieren, von denen die linke mehr oder weniger reduziert ist. Beide Nieren stehen mit dem Herzbeutel durch je einen flimmernden Kanal in Kommunikation (E. S. GOODRICH, 1898).

Neritina und Verwandte besitzen nur ein als Exkretionsorgan fungierendes Nephridium mit einem gut entwickelten Renopericardialgang. Die Geschlechtsdrüse hat einen besonderen Ausführungsgang, wie bei den Monotocardiern, zu welchen Neritina überleitet. Neritina unterscheidet sich von den Monotocardiern durch den Besitz einer zweiten rudimentären Vorkammer. Die Monotocardier besitzen nur eine Niere, welche stets durch einen Renopericardialgang mit dem Herzbeutel in Verbindung steht.

An die Prosobranchier schließen sich die Heteropoden an. Diese sind offenbar aufzufassen als echte Prosobranchier, und das abweichende Gepräge in der äußeren Körperform ist als eine Folge der Anpassung an die ausschließlich pelagische Lebensweise zu betrachten. Für die drei Gattungen Atlanta, Carinaria und Pterotrachea hat schon GEGENBAUR (1855) die Existenz eines mit Flimmerepithel ausgekleideten Verbindungsganges zwischen Niere und Herzbeutel nachgewiesen.

Wo sich bei den Prosobranchiern und bei den Gasteropoden überhaupt nur eine Niere erhält, entspricht diese der linken Niere der Diotocardier. Auffallend ist nun, daß alle Schnecken mit nur einer Niere einen gesonderten Ausführweg der Geschlechtsprodukte besitzen. Diese Tatsache wird nun von einigen Forschern (PELSENSEER, PLATE) so interpretiert, daß die zweite Niere (entsprechend der rechten der Diotocardier) sich wenigstens zum Teil als Geschlechtsgang erhält; mit anderen Worten, daß der Geschlechtsgang der mononephridialen Gasteropoden morphologisch dem rechten Nephridium der Diotocardier homolog zu setzen sei. Diese Auffassung wird durch vergleichend-anatomische wie auch ontogenetische Befunde gestützt.

Bei den Monotocardiern mündet der Geschlechtsgang nämlich noch rechts vom After (bei den Opisthobranchiern und Pulmonaten

bekanntlich links), besitzt also die gleiche Lage wie das rechte Nephridium der Diotocardier. Ein Argument aus der Entwicklungsgeschichte stellt die bei *Paludina vivipara* beobachtete Tatsache dar, daß embryonal zwei Nieren auftreten, die rechts und links vom Enddarm liegen, von denen sich nur eine als bleibende Niere erhält; das andere embryonal auftretende Nephridium wird zum Gonodukt und tritt in Kommunikation mit der Gonade. Letztere entsteht aus einer Ausstülpung der Herzbeutelwand, welche sich bald von dieser ablöst (v. ERLANGER).

Schließlich sei noch erwähnt, daß GROBBEN (1890) bei einer Anzahl von Prosobranchiern (z. B. *Haliotis*, *Fissurella*, *Parmophorus*, *Turbo* und *Trochus*) an der vom Herzbeutelepithel gebildeten äußeren Wand der Atrien Pericardialdrüsen gefunden hat; es handelt sich offenbar um Gebilde, die den atrialen Pericardialdrüsen der Lamellibranchier homolog zu setzen sind. Die Pericardialdrüse besteht aus zahlreichen, dendritisch verästelten Ausstülpungen der dorsalen Wand der beiden Vorkammern.

### Opisthobranchier und Pteropoden.

Bei den Opisthobranchiern und Pteropoden, ebenso wie bei den später zu besprechenden Pulmonaten ist der nephropericardiale Cölomabschnitt stets völlig von dem genitalen getrennt. Der Geschlechtsgang mündet weit vorn auf der rechten Körperseite dicht hinter dem Kopfe nach außen. Die Nierenöffnung liegt weiter nach hinten, etwas vor dem After, diesem bisweilen dicht angelagert.

Bei den Opisthobranchiern scheint allgemein eine Kommunikation zwischen Niere und Pericard vorzukommen mit Ausnahme so aberranter, sekundär stark veränderter Formen wie *Rhodope*, bei welcher ja ein eigentliches Herz und damit auch das Pericard gänzlich fehlt.

Bei manchen Nudibranchiern ist der Renopericardialkanal an der pericardialen Mündung blasig aufgetrieben und bildet das sogenannte birnförmige Vesikel (*pyriform vesicle* nach HANCOCK) oder das Portalherz früherer Autoren.

Ganz eigenartig verhält sich *Elysia* (zu den Abranchiern gehörig) hinsichtlich der Beziehungen zwischen renalem und pericardialen Cölom. Während alle anderen Mollusken für eine Niere auch nur ein Nephrostom besitzen, hat *Elysia*, deren Niere einen großen Teil des Pericards umschließt, solche Kommunikationen in größerer Zahl (11—12).

Auch bei den Opisthobranchiern kommen nach Angaben von GROBBEN Pericardialdrüsen vor, so bei *Aplysia*, *Pleurobranchus*, *Doris* und anderen. Während sie aber bei den Prosobranchiern sich stets an den Atrien befanden, liegen die Pericardialdrüsen der Opisthobranchier entweder in der dorsalen, der lateralen oder in der ventralen Wand des Herzbeutels. Die Pericardialdrüse besteht auch hier aus zahlreichen Divertikeln der Cölomwand. Das Lumen dieser Divertikel steht mit Bluträumen in Verbindung, welche vom Aortenstamm ausgehen.

Die Pteropoden stehen zu den Opisthobranchiern etwa in demselben Verhältnis wie die Heteropoden zu den Prosobranchiern. Die Pteropoden sind aufzufassen als Opisthobranchier, die infolge der Anpassung an die pelagische Lebensweise in ihrer Organisation, namentlich was die äußere Körperform anbetrifft, vom Opisthobranchiertypus erheblich abweichen. Die Existenz eines flimmernen Renopericardialganges ist sowohl für die Pteropoda thecosomata (*Limacina*, *Cymbulia*) wie für die Gymnosomata (*Clio*) durch die Untersuchungen von GEGENBAUR (1855) erwiesen.

#### Das Cölom der Pulmonaten.

Diese Gruppe müssen wir etwas eingehender behandeln. Die Pulmonaten zeigen hinsichtlich der Topographie des pallialen Organcomplexes und damit auch des nephropericardialen Cöloms ein mannigfach wechselndes Verhalten, welches von manchen älteren Autoren vielfach unrichtig gedeutet wurde und sie zur Aufstellung gänzlich verfehlter Theorien namentlich über den stammesgeschichtlichen Ursprung der Pulmonaten verleitete (H. v. JHERINGS Nephro-neustentheorie). Erst im vergangenen Jahrzehnt sind diese Fragen einigermaßen geklärt worden, nachdem die hervorragendsten Malacozoologen nach verschiedenen Richtungen hin die an Zahl und Formen so reichen Familien der Pulmonaten sorgfältigen Untersuchungen unterzogen haben. Besonders hervorgehoben zu werden verdienen die ausgezeichneten Arbeiten von L. PLATE, welcher nach vergleichend-anatomischen und histologischen Gesichtspunkten die einzelnen Organsysteme bei den verschiedensten Pulmonatenfamilien untersuchte und besonders auch aberrante und seltene Formen mit zum Vergleich heranzog.

Bei der Besprechung der Cölomverhältnisse der Pulmonaten wird es angebracht sein, dabei die stammesgeschichtliche Entwicklung dieser Gruppe stets wohl im Auge zu behalten, denn nur unter steter Berücksichtigung der phylogenetischen Beziehungen



wird es möglich sein, die Cölovverhältnisse bei den Lungenschnecken richtig zu deuten und zu beurteilen, ursprüngliche und sekundär erworbene Eigenschaften zu unterscheiden.

Die Pulmonaten halten in mancher Hinsicht zwischen Prosobranchiern und Opisthobranchiern die Mitte. Sie haben ein orthoneures Nervensystem und sind hermaphroditisch wie letztere. Die Lage der Atmungsorgane ist dagegen in der Regel nach vorn, dem Kopfe zu gerichtet; wie bei den Prosobranchiern ist auch die Vorkammer vor der Herzkammer gelegen, die Aorta nach hinten gewandt. Eine Ausnahme davon machen die opisthopneumonen Lungenschnecken wie die Oncidiiden, Testacelliden und Vaginuliden, aberrante Seitenzweige des Pulmonatenstammes, die erst in neuerer Zeit, namentlich von PLATE eingehender erforscht sind und auf die ich später noch zu sprechen komme. Wie die Opisthobranchier so sind auch die Pulmonaten phylogenetisch in letzter Linie von Prosobranchiern abzuleiten und zwar höchst wahrscheinlich durch Vermittelung tectibranchierartiger Vorfahren. Man hat sich vorzustellen, daß die Kieme durch Rückbildung schließlich völlig verloren gegangen ist, während an ihrer Stelle ein die Mantelhöhle auskleidendes Gefäßnetz, die sogenannte Lunge, die respiratorische Funktion übernahm. Die Gattung *Siphonaria*, die von einigen Autoren, wie z. B. RICHARD HERTWIG, zu den basommatophoren Pulmonaten, von anderen zu den Tectibranchiern gerechnet wird, stellt offenbar eine Uebergangsform zwischen beiden dar, denn außer einem als Lunge fungierendem Gefäßnetz, welches sich über den vorderen Teil des Mantelhöhlendaches erstreckt, besitzt *Siphonaria* noch eine echte Kieme. Nach den neueren Untersuchungen von AUGUST KÖHLER gehört *Siphonaria* doch mehr in die Gegend der Tectibranchier; diesen steht sie jedenfalls ihrer ganzen Organisation nach näher als den Pulmonaten selbst.

Unter den echten Lungenschnecken sind nach den Untersuchungen von PELSENEER und PLATE die Auriculiden der gemeinsamen Stammform aller Pulmonaten am nächsten verwandt. Die Auriculiden zeigen noch sehr primitive Verhältnisse in Bezug auf die Ausleitungswege der Geschlechtsprodukte, die sich ganz an die der Tectibranchier anschließen. (Nach PLATE führt bei *Pythia scarabeus* von der hermaphroditischen Geschlechtsöffnung eine auf der rechten Körperseite verlaufende Wimperrinne die männlichen Geschlechtsprodukte zum Penis, der rechts vorn am Kopfe liegt, also ganz wie bei den Tectibranchiern und Pteropoden.)

Die von PLATE untersuchte Species *Pythia scarabeus* zeigt

eine leicht opisthopneumone Stellung des Herzens. Bei anderen Species, wie z. B. bei *Auricula myosotis*, ist die Vorkammer nach vorn gewandt, hat also die der Mehrzahl der Pulmonaten eigene prosopneumone Stellung. Die Niere der Auriculiden ist ein langgestrecktes, bandförmiges Organ, welches mit dem Herzbeutel durch eine große Renopericardialöffnung kommuniziert. Ein besonderer Ureter, wie wir ihn bei den Stylommatophoren finden, ist nicht vorhanden, sondern die Ausmündung erfolgt durch einen kleinen Porus, der auf der rechtsseitigen Spitze der Niere ein Stück vom Atemloch entfernt liegt.

Auch die Gruppe der Oncidiiden, welche von manchen Autoren wie DE BLAINVILLE und BROCK, früher zu den Nudibranchiern gerechnet wurden, sind nach den neueren Untersuchungen PLATES als primitive Pulmonatenformen anzusehen. (Die äußere Ähnlichkeit mit den Nudibranchiern ist eine rein zufällige.) Trotz einzelner sekundärer Modifikationen sind die Oncidiiden als eine der Stammform aller übrigen Pulmonaten sehr nahestehende Seitenlinie aufzufassen. Aus der Oncidiiden-ähnlichen Urform haben sich nach PLATE zunächst die Basommatophoren, später durch Uebergang auf das Land auch die Stylommatophoren entwickelt. Jedenfalls stehen die recenten Oncidiiden den Basommatophoren weit näher als den Stylommatophoren; sie sind wie jene Wasserbewohner und besitzen nur ein Paar Fühler, die in einzelnen Fällen die Fähigkeit, sich einzustülpen, noch nicht erworben haben. Der Pallialkomplex ist ausgeprägt opisthopneumon. Die Niere der Oncidiiden ist von ansehnlicher Größe und durchzieht als ein langgestrecktes, schlauchförmiges Organ die ganze Lungenhöhle von rechts vorn nach links hinten. Der Renopericardialkanal der Oncidiiden ist zuerst von BERGH gesehen worden. PLATE gibt an, daß bei großen Arten die pericardiale Oeffnung schon mit der Lupe deutlich zu erkennen ist. Die Niere der Oncidiiden hat in den meisten Fällen schon den für die Pulmonatenniere charakteristischen lamellösen Bau.

Ganz eigenartige Verhältnisse zeigt die Gruppe der Vaginuliden. Es sind dies völlig schalenlose und wie die Oncidiiden opisthopneumone Lungenschnecken. Diese sonderbare Pulmonatenform hatte wohl seinerzeit H. v. JHERING zur Aufstellung seiner jetzt völlig aufgegebenen Nephropneustentheorie veranlaßt. v. JHERING teilt die Pulmonaten ein in zwei scharf voneinander zu unterscheidende Gruppen, die Branchiopneusten und die Nephropneusten, welche stammesgeschichtlich ganz verschiedenen Ur-

sprungs sein sollen. Nach dieser diphyletischen Auffassung ist die Lungenhöhle der einen Gruppe der der anderen morphologisch nicht gleichwertig. Die Lungenhöhle der Branchiopneusten (Wasserpulmonaten oder Basommatophoren nach der gebräuchlichen Nomenklatur) ist demnach eine umgewandelte Kiemenhöhle. Die Atemhöhle der Nephropneusten (Landpulmonaten oder Stylommatophoren) dagegen hält v. JHERING für den modifizierten Endabschnitt des Harnleiters. Den Prototyp der Nephropneusten sieht er eben in den Vaginuliden. Tatsächlich scheint auf den ersten Blick die Mantelhöhle der Vaginuliden rückgebildet und die respiratorische Funktion auf den letzten Abschnitt eines eigenartig gestalteten, dreischenkligen Ureters übertragen zu sein.

PLATE hat nun neuerdings die Vaginuliden genauer untersucht und gezeigt, daß das Verhalten des Pallialkomplexes keineswegs

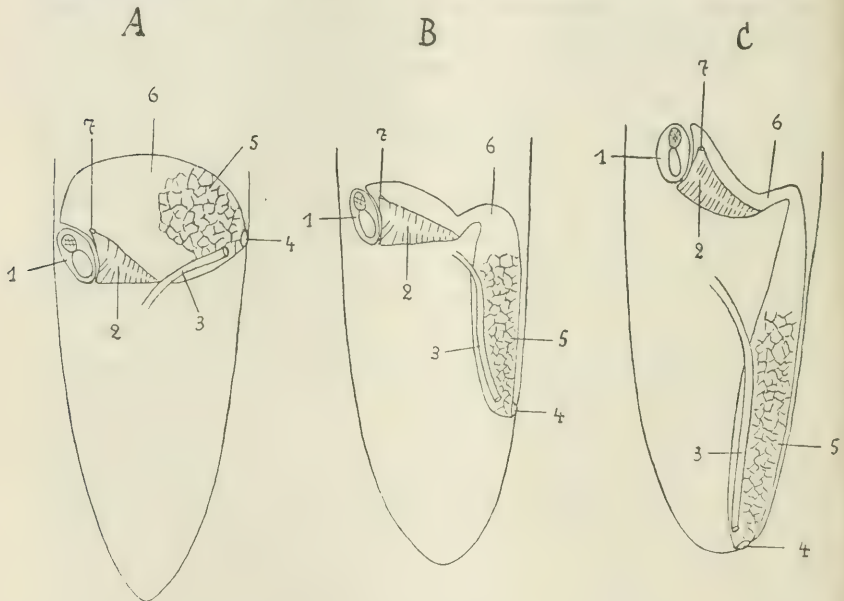
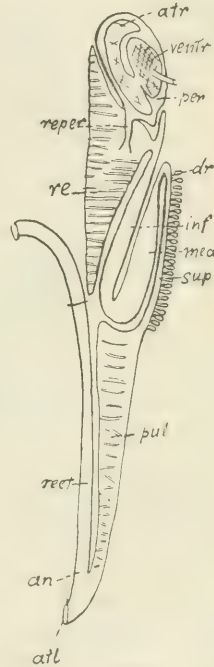


Fig. 2. Schemata zur Erklärung der Entstehung der Topographie des Pallialkomplexes der Vaginuliden, nach PLATE, 1897. A Gewöhnliche Lungenschnecke mit leicht opisthopneumoner Stellung des Herzens. B und C Übergangsstadien zu den Vaginuliden. 1 Pericard mit Herz, 2 Niere, 3 Enddarm, 4 Atemloch, 5 Lunge, 6 Mantelhöhle, in B und C zum Ureter umgewandelter Teil der Mantelhöhle, 7 Mündung der Niere in die Mantelhöhle. In A mündet die Niere durch einen einfachen Porus in die Mantelhöhle; B und C zeigen die Wanderung desjenigen Teiles der Mantelhöhle, der das Lungengefäßnetz trägt, nach hinten, zugleich wird der übrige Abschnitt der Mantelhöhle schmaler und bildet den sogenannten Harnleiter, der sich in 3 Schenkel gliedert, in dem Maße, als Niere und Pericard auf die rechte Körperseite rücken. Vergleiche Textfigur 3.



als ursprünglich, sondern als hochgradig differenziert anzusehen ist und daß sich der „nephropneustische“ Apparat der Vaginuliden auf die Verhältnisse der übrigen Pulmonaten zurückführen läßt. Die Niere der Vaginuliden besitzt überhaupt keinen Ureter im morphologischen Sinne, sondern sie steht auf dem einfachsten Stadium, welches bei dem Harnorgan der Pulmonaten beobachtet wird, d. h. sie mündet wie bei den Auriculiden und vielen Basommatophoren durch einen einfachen Porus in die Mantelhöhle. Jenes dreischenkligke Rohr, welches frühere Autoren als Ureter bezeichnen, ist eben der Rest der Mantelhöhle. Die Gliederung derselben in drei Schenkel läßt sich aus der eigenartigen Verlagerung, welche die pallialen Organe erfahren haben, erklären. Die Schemata (Textfig. 2 A, B, C), welche ich der PLATESchen Arbeit entlehnt habe, mögen das eben Gesagte erläutern. PLATE ist der Meinung, daß die Vaginuliden den Oncidiiden nahe verwandt seien, daß sie als ein weiter entwickelter, völlig an das Landleben angepaßter Seitenzweig der Oncidiiden angesehen werden können. Der Renopericardialkanal ist, wie aus Textfig. 3 ersichtlich, gut entwickelt.

Fig. 3. Palliale Organe einer jungen *Vaginula gayi* FISCHER nach PLATE. *an* After, *atl* Atemloch, *atr* Vorkammer, *dr* einzellige Drüsen, *per* Pericard, *re* Niere, *reper* Renopericardialkanal, *rect* Enddarm, *ventr* Herzkammer, *pul* Lunge; *inf*, *med*, *sup* die 3 Schenkel der zum Harnleiter umgebildeten Mantelhöhle.



Die übrigen Gruppen der Pulmonaten, die Basommatophoren, und in letzter Linie auch die Stylommatophoren, leitet PLATE, wie gesagt, von einer den Oncidiiden nahestehenden Stammform ab. Bei manchen Basommatophoren mündet die Niere direkt durch einen Porus in die Mantelhöhle, bei anderen hat sich ein gerade nach vorn verlaufender Ureter ausgebildet, dessen Epithel zahlreiche in das Lumen vorspringende Falten aufweist; so verhält sich z. B. *Lymnaeus stagnalis*, wovon ich mich auf Schnittserien durch den Pallialkomplex überzeugt habe. Auf das pericardiale

Cölom und seine Beziehungen zum Exkretionsapparat will ich hier nicht näher eingehen, in einem der folgenden Kapitel soll der Renopericardialkomplex einiger einheimischer Basommatophoren ausführlich besprochen werden.

Nun zu den Stylommatophoren. Unter den Lungenschnecken haben sich die Stylommatophoren zweifellos am weitesten von der Urform der Pulmonaten entfernt. Die Anpassung an das Landleben bewirkte mannigfache Veränderungen in der Organisation, im ganzen Habitus. Diese erreichen ihren Höhepunkt bei den Nacktschnecken. Die Rückbildung des Gehäuses wurde offenbar durch die Lebensweise dieser Tiere bedingt, denn ein großes Gehäuse wäre den Tieren beim Umherkriechen unter Steinen, Laub, faulem Holze oder in Erdspalten nur hinderlich.

Die Stylommatophoren lassen sich scharf in zwei Gruppen sondern. Es sind dies einerseits die Vasopulmonaten, wozu unter anderen die weitverbreiteten Gattungen *Helix*, *Limax*, *Amalia* und *Arion* gehören, und die Tracheopulmonaten, die durch die eigenartige aberrante Familie der Janelliden repräsentiert werden.

Eine genauere Kenntnis dieser letztgenannten Gruppe verdanken wir den vorzüglichen Untersuchungen L. PLATES, des schon öfters genannten, hochverdienten Malacozoologen. Die Janelliden sind nackte Schnecken, die Schale ist bis auf einzelne, unter der Rückenhaut liegende, isolierte Kalkstückchen rückgebildet. Die Mantelhöhle ist stark reduziert und ist nicht von einem Lungengefäßnetz ausgekleidet, sondern die ventrale Wand hat sich in zahlreiche, verästelte, blind endigende Divertikel ausgestülpt. Diese Divertikel sind von einer großen Blutlakune umgeben und haben die respiratorische Funktion übernommen (sogenannte Tracheal- oder Büschellunge wegen der Ähnlichkeit mit dem Tracheensystem der Insekten). Die hinter dem Pericard liegende Niere setzt sich in einen langen, mehrfach gewundenen Ureter fort (Textfig. 4). Der Ureter mündet entweder außerhalb der Mantelhöhle vor dem Atemloch (*Janella Schauinslandi*) oder ins Atemloch (*Aneitella*, *Triboniophorus*). Der renopericardiale Verbindungsgang verhält sich wie bei den übrigen Lungenschnecken. Die Stellung des Herzens ist mehr oder weniger opisthopneumon (Ventrikel mit Aorta nach vorn, Vorhof nach hinten gerichtet).

Es bleiben mir nun noch die Vasopulmonaten zu besprechen. Da hierher die meisten unserer einheimischen Lungenschnecken gehören, hat man sie begreiflicherweise zuerst als Unter-

suchungsobjekt benutzt. Schon GEGENBAUR hielt nach den bisherigen Resultaten der vergleichenden Anatomie der Mollusken das Vorhandensein eines Renopericardialkanals bei den Pulmonaten für sehr wahrscheinlich; er war es auch, der O. NÜSSLIN die Anregung gab, die Gattung *Helix* daraufhin zu untersuchen. In der Tat gelang es NÜSSLIN (1879), durch Farbstoffinjektion vom

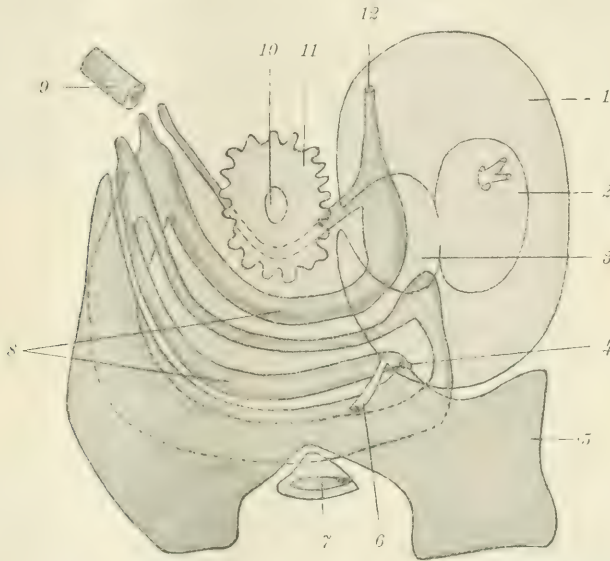


Fig. 4. Pallialorgane von *Janella schauinslandi* von der Ventralseite gesehen, nach PLATE, 1898. 1 Pericard, 2 Herzammer, 3 Vorhof, 4 Oeffnung der Niere in den Ureter, 5 Niere, 6 Renopericardialgang, 7 Sinnesorgan (Osphradium), 8 Ureter, 9 Rectum, 10 Atemgang der Mantelhöhle 11, 12 äußere Nierenöffnung. (Aus A. LANG, Mollusca.)

Herzbeutel aus, wie auch auf Schnittserien, mit Sicherheit die Existenz einer Herzbeutelnierenspritze bei *Helix pomatia* und *Helix hortensis* nachzuweisen. Eine klare, brauchbare Abbildung des Herznierenkomplexes der Weinbergschnecke gab erst vor wenigen Jahren G. STIASNY (vergl. Textfig. 5). Das Nephrostom liegt ein wenig oberhalb des Ueberganges zwischen Herzammer und Vorkammer. Auch der Verlauf des Harnleiters ist auf dieser Abbildung klar zu sehen. Bei c, in einiger Entfernung von der Nierenspitze, liegt die Uebergangsstelle der Niere in den primären Ureter. Der Primärureter läuft dann, der Niere dicht angeschmiegt und äußerlich schwer von ihr zu unterscheiden, dem Nierenrande entlang bis zur hintersten Nierenecke, biegt dann um und geht in



den sekundären Ureter über, welcher, dicht dem Enddarm angelagert, nach vorn verläuft und neben dem After mündet.

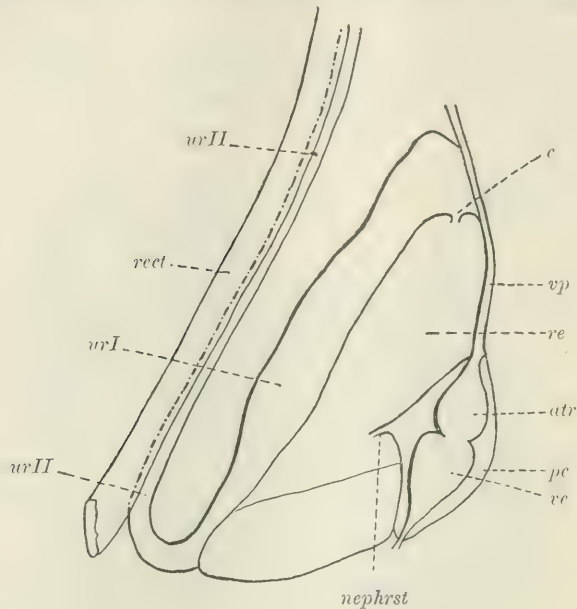


Fig. 5. Schematische Darstellung des Herznierenkomplexes von *Helix pomatia*, nach G. STIASNY. *atr* Vorhof des Herzens, *c* Uebergang der Niere in den primären Ureter *urI*, *urII* sekundärer Ureter, *rect* Enddarm, *pc* Pericard, *ve* Herzkammer, *vp* Lungenvene, *nephrost* Nephrostom (Renopericardialkanal).

Wenige Jahre nach NÜSSLINS Entdeckung wies H. SIMROTH bei *Limax maximus* und *Limax arborum*, wie auch bei *Amalia marginata* die Existenz eines Renopericardialkanals nach, stellte aber für die Gattung *Arion* das Vorhandensein dieses Kanals in Abrede. Später hat auch PLATE die genannten Nacktschnecken einer genauen Untersuchung in dieser Hinsicht unterworfen. Seine Angaben, welche die Beobachtungen SIMROTHS theils erweitern, theils richtig stellen, sind anhangsweise eingeschaltet in seine Abhandlung über die opisthopneumonen Lungenschnecken (Bd. I, Die Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella*), also an einer Stelle, wo man sie kaum erwarten kann und wo sie infolgedessen leicht übersehen werden. PLATE hat auch bei *Arion empiricorum* und bei *Arion fuscus* das Vorhandensein eines Nephrostoms im vordersten Pericardwinkel nachgewiesen (1891). Eine ausführliche Beschreibung des Pallialkomplexes, insbesondere des renopericardialen Cöloms

unserer einheimischen Nacktschnecken will ich im folgenden Kapitel geben.

Eine merkwürdige Pulmonatenfamilie muß hier noch erwähnt werden. Es sind dies die Testacelliden (Agnatha). Die beiden hierher gehörenden Gattungen *Daudebardia* und *Testacella* stellen einen stark modifizierten Seitenzweig der Vasopulmonaten dar. Bei diesen räuberischen, carnivoren Lungenschnecken, die sich nach der übereinstimmenden Ansicht von SIMROTH und PLATE phylogenetisch an *Hyalina*-ähnliche Formen der Heliceiden anschließen, ist die Lagebeziehung der Pallialorgane sekundär verändert. Der Eingeweidesack ist an das Hinterende des Körpers verlagert und stark in Rückbildung begriffen. Bei *Testacella* und einigen *Daudebardien* ist der Eingeweidesack völlig verschwunden; die kleine

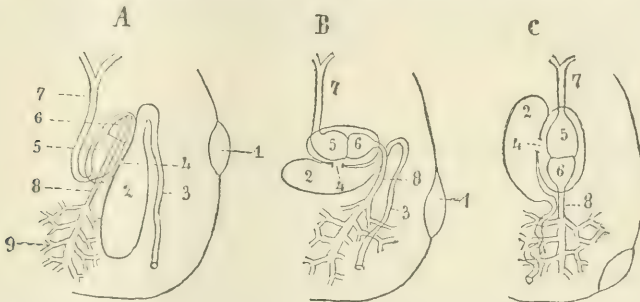
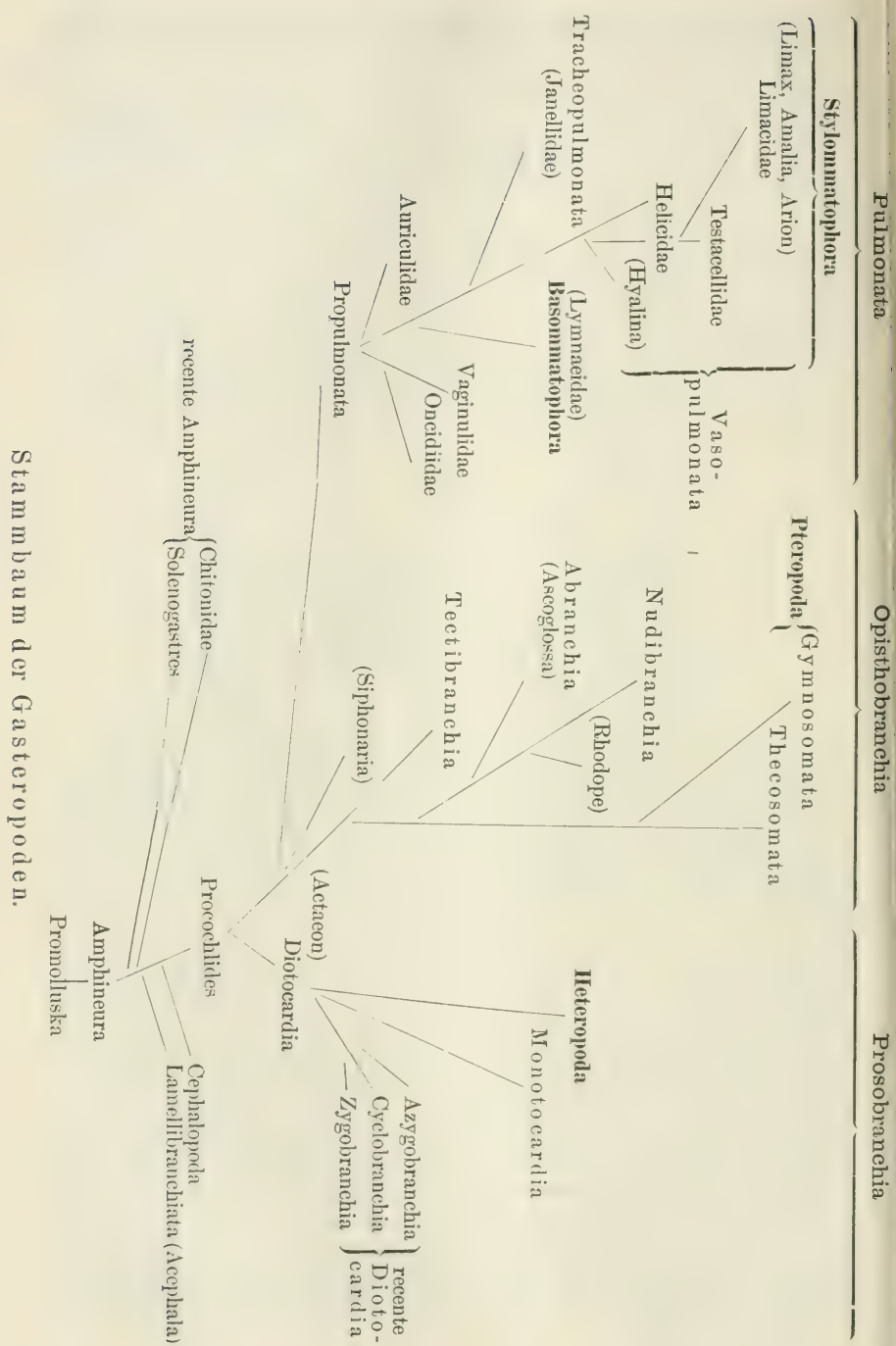


Fig. 6. Schemata zur Demonstration der Lagerungsverhältnisse der Mantelorgane bei *Daudebardia* und *Testacella* (unter Benutzung von Figuren von PLATE, 1891). A *Daudebardia rufa*; B Hypothetisches Stadium, Pallialkomplex von A um  $90^\circ$  gedreht; C *Testacella*. 1 Atemloch, 2 Niere, 3 Harnleiter, 4 Renopericardialöffnung (Nierentrichter), 5 Herzkammer, 6 Vorhof, 7 Aorta, 8 Lungenvene, 9 Lungengefäßnetz. (Aus A. LANG, Mollusca.)

Schale bedeckt nur noch die Lungenhöhle. Die Verlagerung des Eingeweidebruchsackes nach hinten hat schließlich zur Opisthopneumonie geführt. Den ersten Anfang dazu zeigt *Daudebardia rufa*. Das Pericard liegt hier weit vorn an der Decke der Lungenhöhle, der größte Teil des Lungengefäßnetzes hinter dem Pericard (Textfig. 6 A). Aber dieser erste Anfang der Opisthopneumonie hat die gegenseitige Lage von Herzkammer und Vorkammer noch nicht beeinflusst; die Vorkammer liegt bei *Daudebardia rufa* also noch wie sonst vor der Herzkammer. Nimmt man nun eine Detorsion um  $180^\circ$  an, so hat der ganze Renopericardialkomplex die gegenüber der typischen Lage dieser Organe bei den Pulmonaten inverse Stellung, wie sie für *Testacella* charakteristisch ist (Textfig. 6 C).





Der Drehung des Herzens ist auch die mit dem Pericard durch den Renopericardialkanal zusammenhängende Niere gefolgt, während die Mündung des Harnleiters an der alten Stelle verblieb. Textfig. 6 B stellt ein hypothetisches Zwischenstadium dar.

Die Opisthopneumonie der Daudebardien und Testacellen ist also sekundär erworben und hat nichts zu tun mit der Opisthopneumonie der Oncidiiden, bei denen die Lagerung der Pallialorgane als ein primitives Verhalten zu deuten ist.

Ich habe die Cölovverhältnisse der Gasteropoden nach phylogenetischen Gesichtspunkten behandelt. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Gasteropoden finden ihren kürzesten, prägnantesten Ausdruck in dem nebenstehenden Stammbaum, den ich unter Anlehnung an E. HAECKEL (Systematische Phylogenie) und die Arbeiten von H. SIMROTH und L. PLATE zu entwerfen versucht habe.

### III. Der Pallialkomplex einiger einheimischer Nacktschnecken.

#### Material und Methoden.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf die verschiedenen in unserer Gegend vorkommenden Species der Gattungen *Limax* und *Arion*. Gern hätte ich auch einen Repräsentanten der Gattung *Amalia* mit in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen. Da aber diese Tiere hier nicht vorkommen und auch sonst selten und schwer zu bekommen sind, war es mir leider nicht möglich, mir das nötige Material zu verschaffen. Ueber die Lage des Renopericardialkanals, die Oeffnung der Niere in den Ureter und den Verlauf des Ureters ist ja bei *Amalia* kein Zweifel. Ich glaube deshalb auf die schon erwähnten Untersuchungen von H. SIMROTH und L. PLATE über *Amalia marginata* verweisen zu können, die in den wesentlichen Punkten übereinstimmen und sich ergänzen. Uebrigens besteht eine sehr weitgehende Aehnlichkeit zwischen den Gattungen *Amalia* und *Limax* namentlich auch hinsichtlich der Topographie des Herznierenkomplexes, worin sich ihre nahe Verwandtschaft kundgibt.

Größere Exemplare von *Limax maximus* und *Arion empiricorum* wurden nach der Methode, wie sie von HATSCHKE und CORI (Leitfaden der Zootomie) für *Helix pomatia* angegeben wird, durch Ersticken getötet und in 4-proz. Formol leicht an-

gehärtet. An so behandelten Tieren kann man gut makroskopisch durch Präparation die Lage der Pallialorgane studieren.

Die feineren anatomischen Verhältnisse lassen sich freilich durch Präparation nicht feststellen. Ich versuchte nach der Methode, wie sie NÜSSLIN bei *Helix* anwandte, durch Farbstoffinjektion vom Herzbeutel aus den Renopericardialkanal sichtbar zu machen. Diese Versuche gab ich aber bald auf, da sie meist mißlingen oder doch nur zweifelhafte Resultate ergaben. Auch PLATE gibt an, daß er sich vergeblich bemühte, die Herzbeutelnierenerspritze von *Arion empiricorum* zu injizieren. Die Kommunikation zwischen Herzbeutel und Niere, der Uebergang von der Niere zum Ureter und die Gliederung des Harnleiters in einen rückläufigen und einen aufsteigenden Schenkel läßt sich nur auf Schnittserien mit Sicherheit nachweisen. Als Objekt benutzte ich hierfür besonders die kleineren Arten *Arion hortensis* und *Arion fuscus*, die in Gärten und Wäldern in der Umgebung Jenas überall häufig zu finden sind, und von der Gattung *Limax* die in Gärten und auf Wiesen ebenfalls häufige Species *Limax agrestis*.

Die Tiere wurden getötet, indem ich sie in eine ziemlich konzentrierte Lösung von Sublimat brachte, und zwar fand ich kaltes Sublimat geeigneter als heißes; die Tiere namentlich der Gattung *Limax* waren dann schön gestreckt. Zum Töten erwies sich auch Formol 4-proz. oder Alkohol 70-proz. und darauffolgende Behandlung mit Formol-Essigsäure oder Pikrinessigsäure als sehr geeignet. In der Säuremischung blieben die Tiere 2—3 Tage liegen und wurden dann in fließendem Wasser 24 Stunden ausgewaschen.

Der Zerlegung in lückenlose Schnittserien boten sich anfangs gewisse Schwierigkeiten, die namentlich durch die Schalenrudimente bedingt waren. Bei jungen Tieren von *Limax agrestis* wurde dies leicht dadurch behoben, daß man die Tiere ca. 3 Tage in 4-proz. Salpetersäure brachte, wenn Sublimat zum Töten verwendet wurde. Die zarte Schale, die hier relativ viel organische Grundsubstanz enthält, wird dann weich und bietet bei dem Schneiden mit dem Mikrotom kein Hindernis. Bei Anwendung von Formol-Essigsäure oder Pikrinessigsäure zum Fixieren ist die Behandlung mit Salpetersäure unnötig, da diese Gemische wegen ihres Säuregehaltes schon genügen, um den in dem Schälchen enthaltenen Kalk zu lösen. Bei größeren Tieren ist es jedenfalls am zweckmäßigsten, die Schale entweder vorsichtig herauszupräparieren oder wenigstens in die darüber liegende Decke des Schildes einen Ein-

schnitt zu machen, der das Eindringen der Säure ermöglicht und den sich entwickelnden Kohlensäureblasen das Entweichen gestattet. Bei *Arion* ist das Schalenrudiment ganz besonders hinderlich und lästig bei der Herstellung von Schnittpräparaten. Es bildet hier keine zusammenhängende innere Schale wie bei *Limax*, sondern besteht aus harten, sandartigen Kalkkrümeln. Obwohl sie, wie die chemische Untersuchung zeigt, nur kohlensauren Kalk enthalten, sind sie gegen verdünnte Mineralsäuren und gegen Essigsäure außerordentlich resistent. Am geeignetsten fand ich es, in den hinteren Teil des Schildes einen kleinen Einschnitt zu machen und mit großer Vorsicht die Kalkkörnchen zu entfernen. Etwa zurückgebliebene Reste werden am besten durch Behandlung mit einer gesättigten wässerigen Lösung von schwefliger Säure beseitigt.

Die Tiere oder der herauspräparierte Pallialkomplex wurden in der üblichen Weise in Paraffin eingebettet (es empfiehlt sich vorher den Kopf und das Hinterende abzutrennen, da sonst das Paraffin sehr schwer in den Darm eindringt und infolgedessen Hohlräume im Objekt entstehen) und in lückenlose Schnittserien zerlegt. Für Uebersichtsbilder und die hernach zu besprechenden Rekonstruktionen wählte ich Schnitte von 10  $\mu$ , für feinere histologische Zwecke 5  $\mu$ .

Beim Aufkleben der Schnitte nach der allgemein üblichen Methode mit Wasser und einer auf dem Objektträger verriebenen Spur Glycerineiweiß habe ich schlechte Erfahrungen gemacht. Namentlich wenn die Schnitte etwas dicker sind, kommt es leicht vor, daß einige Schnitte bei der Färbung schadhafte werden. Lückenhafte Serien sind aber für derartige Untersuchungen gänzlich unbrauchbar. Nach einigen Versuchen ist es mir gelungen, eine durchaus zuverlässige Methode zum Aufkleben von Schnitten zu finden. Ich habe folgende Mischung erprobt und als sehr geeignet gefunden; sie ist stets zu empfehlen, wenn es auf möglichst vollständige Serien ankommt, und erweist sich namentlich auch bei dickeren Schnitten als absolut sicher.

Man löse 1 g Gelatine unter gelindem Erwärmen in 5 ccm Essigsäure. Dazu gebe man 9 ccm Glycerin und 40 ccm destilliertes Wasser.

Von dieser Mischung gibt man mit einem Glasstab ein wenig auf den Objektträger und verteilt sie gut, indem man mit dem Ballen der Hand einigemal in der Richtung der Längsseite hin- und herstreicht. Dann werden die Schnitte aufgelegt und mit einer stark verdünnten Lösung von Kaliumbichromat über einer



Flamme gestreckt. Die überschüssige Chromatlösung wird dann mit einer Pipette vorsichtig abgesaugt und der Objektträger zum Trocknen unter eine Glasglocke gebracht. Schon am folgenden Tage kann man die Färbung der Schnitte vornehmen. Auf das Prinzip dieser Methode kam ich durch die Ueberlegung, daß Chromleim bei Belichtung wasserunlöslich wird.

Was die Methoden der Färbung anbetrifft, so verwendete ich als Kernfarbstoff Hämatoxylin nach DELAFIELD oder Hämatein, und zur Färbung von Plasma und Plasmaprodukten Ammoniumrubin-pikrat nach ΑΡΛΤΗΥ. Diese Farbstoffkombinationen geben sehr klare, prächtige Bilder. Gute Resultate gab auch die Färbung mit einem Gemisch von Bleu de Lyon und Ammoniumpikrat nach vorhergehender Blockfärbung mit Boraxkarmin.

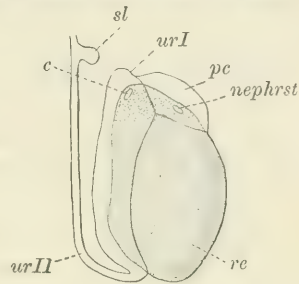
Um einen klaren Ueberblick über den Herzbeutelnierenkomplex zu bekommen und namentlich den Verlauf des Ureters, die Lagebeziehungen der Uebergangsstelle der Niere in den Harnleiter und des Renopericardialkanals festzustellen, wandte ich eine Rekonstruktionsmethode an, auf welche ich von meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER hingewiesen wurde. Die Rekonstruktion wurde in der Weise ausgeführt, daß ich zunächst jeden zehnten Schnitt der Serie bei einer bestimmten konstanten Vergrößerung mit dem ABBESchen Zeichenapparat zeichnete. Bisweilen war es nicht genügend, jeden zehnten Schnitt zu zeichnen, namentlich in der Gegend des Renopericardialganges mußte noch eine Anzahl von Schnitten interpoliert werden, so daß dann etwa jeder zweite Schnitt gezeichnet wurde. Die auf einem Schnitte getroffenen Organe wurden dann auf eine Gerade als Basis projiziert. Die Gesamtheit dieser Geraden muß wenigstens annähernd in einer Ebene liegen. Ich wählte als Projektionsbasis die Verbindungslinie der auf den Querschnitten beiderseits getroffenen ventralen Kontur des Schildrandes. Diese Linearprojektionen wurden dann hintereinander abgetragen in Abständen, deren Größe sich ergibt aus der Dicke der Schnitte, aus dem Intervall und aus der angewendeten mikroskopischen Vergrößerung. Verbindet man nun die entsprechenden Projektionsspuren, so erhält man einen genauen Grundriß des betreffenden Organes.

Nur nach einer derartigen Methode ist es möglich, bei so kleinen Schneckenarten die Größenverhältnisse und die Lage des Nephrostoms, den Verlauf des Harnleiters und andere Details der feineren Anatomie genau wiederzugeben.

# Der Herzbeutelnierenkomplex bei *Limax agrestis* (Taf. XIV, Fig. 1).

Ich bevorzugte für meine Untersuchungen die Species *Limax agrestis* als Repräsentanten der Gattung, da diese kleine Form aus naheliegenden Gründen sich besser zur Herstellung von Schnittpräparaten und vor allem auch besser zur Rekonstruktion eignet als z. B. *Limax maximus*. Ich habe auch von *Limax maximus* Querschnittserien angefertigt und mich davon überzeugt, daß beide Species hinsichtlich der Topographie des Pallialkomplexes fast völlig übereinstimmen. Für *Limax maximus* hat SIMROTH schon eine kleine halbschematische Abbildung (Textfig. 7) gegeben, die auch andere Autoren, z. B. J. MEISENHEIMER, kopiert haben und die ja die wichtigsten Beziehungen richtig erkennen läßt. Meine Rekonstruktion bietet ein genaueres Bild, insbesondere hinsichtlich der Ge-

Fig. 7. Pericardialnierenkomplex von *Limax maximus*, nach SIMROTH. *pc* Pericard, *nephrost* Nephrostom, *c* Uebergang der Niere *re* in den primären Harnleiter *urI*, *urII* sekundärer Ureter, *sl* Ureterblindsack, von SIMROTH irrthümlich als Schleimdrüse bezeichnet.



stalt des Pericardiums und des Verlaufes des Ureters, aber in den Grundzügen stimmt SIMROTHS Darstellung für *Limax maximus* mit der meinigen von *Limax agrestis* überein, wie man sich durch Vergleich der beiden Bilder überzeugen kann. [SIMROTHS Figur ist von unten gesehen, meine von oben; eine von beiden ist deshalb spiegelbildlich zu betrachten.] Taf. XIV, Fig. 1 ist das durch Rekonstruktion erhaltene Bild des Herznierenkomplexes von *Limax agrestis*, zu dessen Erläuterung folgendes zu sagen ist. Die Niere (gelb) hat etwa die Gestalt eines Halbmondes. Der konkaven Seite angelagert liegt der Herzbeutel (*pc*). Davor und zu beiden Seiten des vorderen Theiles der Niere breitet sich die Lungenhöhle (*lgh*) aus, die auf der rechten Seite des Schildes durch das Atemloch nach außen mündet. Taf. XIV, Fig. 3 stellt einen in der Richtung C—D geführten Querschnitt dar, auf dem das Atemloch getroffen ist. Im Herzbeutel liegt nach vorn gerichtet rechts oben die Vorkammer (*atr*) dahinter nach links unten gerichtet die sehr muskulöse Herzkammer (*ve*). Das Pericard umgreift die Niere namentlich nach unten um ein beträchtliches Stück und von hier aus führt

auf der rechten Seite ein leicht gebogener Kanal, die Herzbeutel-nierenspritze (*nephrost*) von unten her aus dem Pericard in die Niere. Das flache Pericardepithel geht über in das Cyliinderepithel dieses Kanals, in dem jede Zelle mit wenigen langen, nach der Niere zugekehrten Cilien versehen ist (Taf. XIV, Fig. 2 u. 6). Taf. XV, Fig. 18 stellt die pericardiale Mündung des Nephrostoms bei *Limax maximus* dar. Der vom Nierenkörper umschlossene Kanal mündet zwischen einigen Drüsenfalten in das Innere der Niere, wie auf einem in der Richtung *A—B* geführten Querschnitt (Taf. XIV, Fig. 2) ersichtlich. Das Niereninnere ist durchzogen von zahlreichen Lamellen, die durch Falten des einschichtigen Drüsenepithels gebildet werden. Die Lamellen werden gestützt durch Mesenchymzellen. Hier und da ist das Faltenwerk der Niere durchzogen von Bluträumen (Nierenvenen). Die Nierenzellen (Taf. XIV, Fig. 4) sind zum größten Teil erfüllt von einer wasserklaren Exkretvakuole. Die Zellkerne liegen meist nahe der Basis der Zelle oder sind der seitlichen Zellwand dicht angelagert. Nie habe ich bei *Limax agrestis* in die Exkretvakuole eingebettete, kugelige Harnkonkremente wahrgenommen, wie man sie bei anderen Pulmonaten beobachtet.

Rechts ganz am vorderen Ende der Niere liegt die Uebergangsstelle (*c*) zum primären Harnleiter (*UrI*). Das Drüsenepithel geht über in einfaches Cyliinderepithel. Der Primärureter oder Ureter descendens, wie ihn PLATE bezeichnet, stellt einen flachen, breiten Schlauch dar, der einen großen Teil der Niere überdeckt, seine Wandung zeigt zahlreiche in das Lumen vorspringende Falten. Am linken hinteren Rande der Niere biegt der Ureter um und geht als sekundärer Harnleiter (Ureter ascendens nach PLATE) dem rechten Rande der Niere entlang weit nach vorn, ungefähr bis zur Ausgangsstelle des primären Harnleiters. Das Lumen des sekundären Ureters ist bedeutend enger als das des primären. Er überlagert den Enddarm, mit dem er sich schließlich zu der flimmernden Kloake vereinigt, die etwas vor und über dem Atemloch, von diesem völlig getrennt, ausmündet. Der Ureter setzt sich noch ein Stück über die Kloake hinaus nach vorn fort, wendet sich dann plötzlich wieder nach hinten und öffnet sich in die Kloake. Dieser Teil des Ureters ist schon von SIMROTH bei *Limax maximus* beobachtet, aber ganz irrtümlich als Schleimdrüse gedeutet worden (Textfig. 7). PLATE hat *Limax arborum* untersucht, bei welchem der Endabschnitt des sekundären Ureters vor seiner Ausmündung dasselbe Verhalten zeigt wie bei den übrigen



Species dieser Gattung; er erklärt die Auffassung SIMROTHS und die Bezeichnung „Schleimdrüse“ für irrig. Der Ureterblindsack ist nach PLATE genau so gebildet wie der letzte Abschnitt des sekundären Ureters. Diese Ansicht kann ich auf Grund meiner Beobachtungen nur bestätigen. Ueberhaupt stimmen die Befunde PLATES bei *Limax arborum* sehr gut mit den meinigen bei *Limax agrestis* überein, selbst in manchen histologischen Details.

Die kubischen bis cylindrischen Zellen im Epithel des Primärureters zeigen eine eigenartige Streifung des Protoplasmas, welche die deutliche Unterscheidung der Zellgrenzen an der Berührungsstelle zweier Zellen sehr erschwert<sup>1)</sup>. Die streifige Beschaffenheit des Plasmas, die durch die Falten bedingte Vergrößerung der Oberfläche, wie auch die Länge des Ureters rechtfertigen meiner Meinung nach die Annahme, daß der Ureter nicht allein zur Ausleitung des Harns dient, sondern daß er auch exkretorisch wirksam ist. Ich schließe mich der Auffassung PLATES an, welcher die Ansicht vertritt, daß im Ureter der Pulmonaten die Ausscheidung von Wasser und leicht löslichen Salzen (wohl hauptsächlich NaCl) vor sich geht, während in der Niere nur die Urate abgelagert werden. Jedenfalls scheint mir doch diese Annahme weit berechtigter und einleuchtender als SIMROTHS Auffassung, wonach der Ureter die Funktion haben soll, die von der Niere überflüssig ausgeschiedenen Stoffe wieder zu resorbieren. Diese Anschauung ist ganz unphysiologisch und entbehrt auch jeder empirischen Begründung.

Bei sehr starker Vergrößerung (Zeiß; homog. Immersion; Ok. 8) sieht man im Epithel des primären Harnleiters, namentlich

1) Auch L. PLATE erwähnt in seiner Arbeit über die opisthopleumonischen Lungenschnecken (Bd. I Anatomie von *Daudebardia* und *Testacella*, 1891) die streifige Beschaffenheit des Protoplasmas in den Ureterzellen. In einer späteren Abhandlung (Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janeliden, 1898) nimmt er diese Ansicht zurück und hält es für wahrscheinlicher, daß es sich bei den Janeliden und wohl auch bei den übrigen Stylommatophoren nicht um eine eigentliche (intracelluläre) Plasmastreifung, sondern um zahlreiche feine Intercellularspalten handle. Es ist mir leider nicht gelungen, mit Sicherheit zu entscheiden, ob es bei *Limax agrestis* und *Arion hortensis* intercelluläre oder intracelluläre Bildungen sind, welche das streifige Aussehen bedingen, da hier die Streifung außerordentlich fein ist. Für die Begründung meiner Auffassung, daß der Harnleiter Anteil an der Exkretion nimmt, ist es übrigens gleichgültig, ob es sich um eine Plasmastreifung oder um intercelluläre spaltförmige Vakuolen handelt.

an vorspringenden Falten, einzelne Zellen, welche vor den anderen Epithelzellen sofort auffallen; sie springen halbkugelig über das Niveau der Nachbarzellen vor und tragen zahlreiche sehr zarte, sonnenförmig ausstrahlende Cilien (siehe Taf. XIV, Fig. 7 *hz*). Das Plasma zeigt auch keine streifige, sondern feinkörnige Struktur und erscheint dunkler. Derartige im Ureter einzeln verstreute Flimmerzellen hat PLATE bei den meisten der von ihm untersuchten Pulmonaten gefunden; er bezeichnet sie als Kalottenzellen.

Der Sekundärureter ist mit einer Cuticula ausgekleidet (Taf. XIV, Fig. 8 *cut*), die an vorspringenden Stellen stark verdickt ist und wie aus Stäbchen zusammengesetzt erscheint, wodurch leicht ein niedriger Cilienbesatz vorgetäuscht wird, wie denn auch frühere Autoren angeben, der Ureter der Stylommatophoren sei mit Flimmerepithel ausgekleidet. Die Stäbchenstruktur der Cuticula ist sehr deutlich, und ich halte es für ein Versehen, wenn PLATE schreibt, die Cuticula sei bei *Limax* homogen. Die Grenzen zwischen benachbarten Zellen sind nicht deutlich wahrzunehmen. Auffallend sind die ansehnlichen, wasserklaren Vakuolen; ob diese intercellulär oder intracellulär sind, kann ich mit Sicherheit nicht sagen.

### Lungenhöhle und Schalenkammer bei *Limax*.

Man wird vielleicht erstaunt sein, daß die Lungenhöhle (*lgh*) auf dem Rekonstruktionsbild (Taf. XIV, Fig. 1) so klein erscheint; auch mich hat das anfangs überrascht. Es erklärt sich das jedenfalls daraus, daß ich zu dieser Untersuchung junge, nicht völlig ausgewachsene Exemplare verwendete; dazu kommt noch der Umstand, daß das in Sublimat oder Formol sterbende Tier natürlich die Lungenhöhle auf ihr Minimum zusammenpreßt. Um keine falsche Vorstellung von der Ausdehnung der Atemhöhle zu geben, habe ich in Textfig. 8 eine Abbildung des von unten gesehenen Pallialkomplexes von *Limax maximus* (cinereo-niger) beigelegt, die nach einem makroskopischen Präparat gemacht wurde. Der Schild mit dem gesamten Komplex der pallialen Organe ist nach der rechten Seite zurückgeklappt und der Boden der Lungenhöhle entfernt, so daß die Atemkammer mit dem fein verästelten Venenplexus freiliegt. Die Lungenhöhle ist ausgekleidet mit einem ganz flachen Plattenepithel, welches ektodermaler Herkunft ist. An die Epithelzellen treten einzelne Gruppen von Mesenchymzellen heran, welche wegen ihrer langgestreckten Gestalt oft schwer von den ersteren zu unterscheiden sind (Taf. XIV, Fig. 5). Nach J. MEISEN-

HEIMER (1898) entsteht die Atemhöhle embryonal aus einer Einstülpung des äußeren Epithels. Die Anlage der Lungenhöhle tritt schon sehr früh in innige Beziehung zum Blutgefäßsystem; indem Bluträume sich gegen das abgeplattete Epithel vorwölben und dieses sich in Falten legt, erfolgt die Bildung des Lungengefäßnetzes.

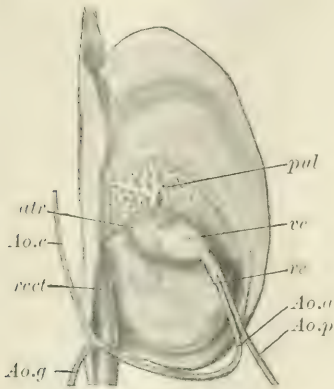


Fig. 8.



Fig. 9.

Fig. 8. Pallialorgane von *Limax maximus* von unten gesehen. Der Schild ist nach rechts zurückgeklappt und der Boden der Lungenhöhle entfernt. *pul* Lungenvenenplexus, *atr* Vorhof, *ve* Herzkammer, *ve* Niere, *rect* Enddarm, *Ao.a* Aorta anterior, *Ao.p* Aorta posterior, *Ao.g* Aorta genitales, *Ao.c* Aorta cephalica.

Fig. 9. Schale von *Limax maximus* Lupenvergrößerung (5fach).

Oberhalb der Niere liegt ein völlig abgeschlossener Hohlraum, die Schalenkammer (Taf. XIV, Fig. 2 und 3 *sk*). Sie enthält die innere Schale, eine flache, konzentrisch geschichtete Platte von muschelartigem Aussehen, welche das Rudiment des Schneckenhauses ist (Textfig. 9). Das Schichtungszentrum, der Apex, ist nach hinten gerichtet. In Taf. XV, Fig. 16 ist ein Stück des auf einem Querschnitt getroffenen Schalenraumes bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Die obere Wand der Schalenkammer ist gebildet von einem Plattenepithel, die untere von kubischen Epithel. Die untere Wand zeigt jederseits eine Einfaltung, an welcher das kubische Epithel in hohes, großkerniges Cylinder-epithel übergeht. Diese Zellen sind es offenbar, welche die jüngste Schicht am Rande der Schale absondern.

Schon die Ueberlegung, daß die Nacktschnecken abstammen von Gehäuse-tragenden Formen, bei denen sich der Mantel über die Schale hinübergeschlagen und diese umwachsen hat, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß das Epithel, welches die



Schalenkammer der Nacktschnecken auskleidet, vom Ektoderm abzuleiten ist. Diese Annahme wird bestätigt durch MEISENHEIMERS Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. MEISENHEIMER beobachtete, daß die Schalentasche hervorgeht aus einer Einstülpung des Ektoderms, deren Ränder nach Art der Amnionbildung miteinander verwachsen. Es entsteht so eine abgeschlossene, rings von Mesenchym umgebene Blase rein ektodermaler Herkunft (Textfig. 10 und 11). Diese erste

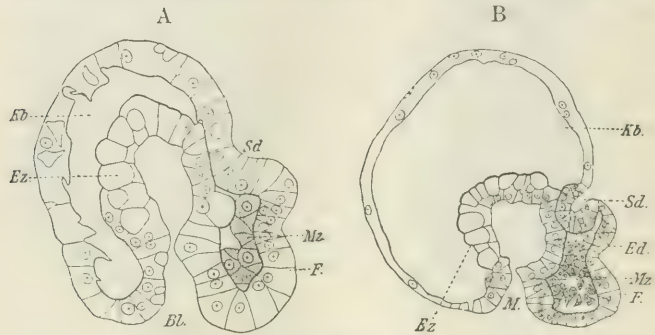


Fig. 10.



Fig. 11.

Fig. 10. Sagittalschnitte durch Embryonalstadien [von *Limax maximus*, nach MEISENHEIMER, 1896. A ganz junger Embryo, B etwas älteres Stadium. Kb Kopfbhase, Sd Schalendrüse, Ed Enddarm, Mz Mesodermzellen, F Fuß, M Mund, Bl Blastoporus, Ez Entodermzellen. (Aus A. LANG, Mollusca.)

Fig. 11. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Limax maximus*, späteres Stadium, die Schalenkammer hat sich völlig vom Ektoderm losgelöst und ist rings von Mesenchym umgeben, nach MEISENHEIMER, 1898. Kb Kopfbhase, eis Eiweißsack, w Wimperwulst, rt Radulatasche, f Fuß, pc Podocyste, oes Oesophagus, mz Magenzellen, ed Enddarm, sd Schalendrüse. (Aus A. LANG, Mollusca.)

Anlage des Schalenraumes tritt schon auf sehr frühen Stadien kurz nach der Gastrulation auf. Nachdem sich die Blase vom Ektoderm völlig getrennt hat, nimmt sie mit der fortschreitenden Entwicklung des Embryos an Ausdehnung zu und mit der schließlichen Differenzierung der Zellen zum Plattenepithel im oberen und zum kubisch-cylindrischen Epithel im unteren Teil nähert sich die Anlage der Schalentasche schon sehr der definitiven Beschaffenheit.

Zur Erläuterung der Textfig. 10 und 11, die der MEISENHEIMERSchen Arbeit entlehnt sind, sei nebenbei bemerkt, daß bei *Limax* wie bei der Mehrzahl der Gasteropoden aus dem Blastoporus der Mund hervorgeht und nicht der After, wie das sonst meist der Fall ist.

An der Oberfläche des Schildes ist die Epidermis durchsetzt mit zahlreichen, außerordentlich großen, einzelligen Drüsen (Taf. XV, Fig. 19). Der Kern liegt in den Drüsenzellen stets dicht an der Wandung, gewöhnlich im basalen Teile der Zelle. Unter der Epidermis sieht man zwischen den Drüenschläuchen Pigmentzellen von mannigfacher, dendritischer Gestalt. An die Drüsenzellen setzen sich die Muskelfibrillen des faserigen Bindegewebes an, welches von zahlreichen Blutspalten durchzogen ist; die Bindegewebsfasern umspinnen die Drüsen; sie treten bisweilen bis zur Epidermis heran.

#### Der Herzbeutelnierenkomplex von *Arion hortensis* (Taf. XIV, Fig. 9).

Wie schon SIMROTH und PLATE hervorheben, ist die Gestalt der Niere bei der Gattung *Arion* von der Form der Niere bei den übrigen Pulmonaten sehr verschieden. Sie umgibt bei *Arion* (die drei Species *Arion empiricorum*, *Arion fuscus* und *Arion hortensis* verhalten sich in dieser Hinsicht völlig gleich) den Herzbeutel in Gestalt eines elliptischen Ringes. Ich kann für die von mir untersuchten Species die Angabe PLATES bestätigen, daß nicht nur die äußere Gestalt, sondern auch das Lumen der Niere einen vollkommen in sich geschlossenen Ring darstellt. Ich habe niemals weder auf Horizontalschnitten noch auf Querschnitten ein den hinteren Nierenbogen durchziehendes Septum beobachten können, welches der SIMROTHschen Auffassung entspräche, die Niere von *Arion* habe die Gestalt eines Hufeisens, dessen freie, nach hinten gerichtete Schenkelenden sich berühren.

Der von der Niere rings umschlossene Pericardialraum verjüngt sich nach vorn und geht in die flimmernde, hier verhältnismäßig enge Herzbeutelnierenspritze über. PLATE sagt, daß der Renopericardialkanal bei *Arion* auf Querschnitten schwer zu finden sei; ich kann das nicht bestätigen. Er ist mir sofort auch auf Querschnitten aufgefallen. Es ist allerdings schwieriger als bei *Limax*, die renale Mündung des engen, quergetroffenen Kanals auf einem einzelnen Schnitt aus den Drüsenfalten der Niere herauszufinden; wenn man aber auf vollständigen Schnittserien die Wand des Pericardiums verfolgt, so ist das Nephrostom auch auf Querschnitten nicht zu übersehen. Das flache Pericardepithel geht in kubisch-cylindrisches Flimmerepithel über. Histologisch verhält sich das Nephrostom von *Arion* ganz wie das von *Limax*. Jede Zelle trägt auch hier wenige lange, der Niere zugekehrte Cilien. Taf. XV, Fig. 17 zeigt die renale Mündung der Nierenspritze von *Arion empiricorum* auf einem Frontalschnitte. Die Wandung zeigt einige nach innen vorspringende Falten. Die Zellen des Kanals werden wegen ihrer großen Kerne stark mit Hämatoxylin gefärbt, wodurch sich die Nierenspritze ziemlich deutlich aus ihrer Umgebung abhebt.

Uebrigens scheint mir die halbschematische Abbildung des Herznierenkomplexes von *Arion empiricorum* bei PLATE, was die Richtung und den Verlauf des Renopericardialkanals anbetrifft, nicht ganz zutreffend oder wenigstens nicht deutlich genug zu sein, ebenso seine Beschreibung des Nephrostoms im Text. Ich habe bei *Arion hortensis* durch genaue Rekonstruktion und bei *Arion fuscus* und *Arion empiricorum* auf Frontalschnitten gefunden, daß der zunächst nach links oben verlaufende vordere Pericardwinkel, ungefähr da, wo der Cilienbesatz beginnt und das Pericard in das Nephrostom übergeht, als Renopericardialkanal sich nach rechts wendet. Die Mündung in die Niere ist stets deutlich nach rechts gerichtet. Aus PLATES Darstellung ist das nicht klar zu ersehen.

Dicht neben dem nach vorn gerichteten, zugespitzten Pericardwinkel liegt auf der Dorsalfäche der Niere die Öffnung (*c*) in den Ureterkopf, den geräumigen Anfangsteil des primären Harnleiters (vergl. das Rekonstruktionsbild Taf. XIV, Fig. 9 und Fig. 10, welche diese Stelle auf einem Querschnitt zeigt, der in der Richtung *A—B* geführt wurde). Diese Uebergangsstelle ist auf eine kurze Strecke mit Cilien besetzt. Der primäre Harnleiter läuft dem rechten Nierenrand entlang nach hinten und geht schließlich in den hier ziemlich geräumigen sekundären Ureter über, welcher



den primären Harnleiter und einen beträchtlichen Teil des rechten Nierenrandes besonders nach unten umgreift und vorn auf der rechten Seite des Schildes mit dem Enddarm zusammen in das Atemloch mündet. Der Sekundärureter breitet sich nach unten bis zur Berührung mit dem Pericard aus, ja schiebt sich zwischen Niere und Pericard ein, wie auf dem Totalbild (Taf. XIV Fig. 9 die — — — — Kontur) und noch besser auf dem in Taf. XIV Fig. 11 dargestellten Querschnitt *C—D* ersichtlich. Die gemeinsame Mündung von Enddarm, Ureter und Atemhöhle ist mit dichten niedrigen Cilien ausgekleidet.

Die Lungenhöhle bildet einen länglich ringförmigen Raum, der sich völlig um die Niere herumlegt. Histologisch verhält sich die Lunge von *Arion hortensis* ganz wie bei *Limax agrestis*.

Auch die Niere und der Ureter zeigen in ihrer histologischen Beschaffenheit Ähnlichkeit mit *Limax* und anderen Stylommato-phoren. Der Nierenkörper besteht, wie sonst, aus zahlreichen, von Mesenchym gestützten, hier und da von Bluträumen durchzogenen Falten, die von einem einschichtigen Epithel einzelliger Drüsen gebildet werden. Die Nierenzellen erscheinen kleiner und dichter zusammengedrängt als bei *Limax agrestis*. Bei *Arion hortensis* habe ich keine Harnkonkremente beobachtet, wohl aber bei *Arion empiricorum* (Taf. XIV Fig. 14). Den größten Teil einer solchen Nierenzelle nimmt auch hier eine Exkretvakuole ein. Die Kerne liegen gewöhnlich im basalen Teile der Zelle oder seitlich der Zellwand dicht angelagert. Bei *Arion empiricorum* umschließt die Exkretvakuole in der Regel nur ein einziges, kugeliges, stark lichtbrechendes Harnkonkrement. Dieses liegt fast ausnahmslos im oberen Teil der wasserklaren Vakuolenflüssigkeit oder in deren Zentrum; sehr selten berühren diese Konkreme das in den basalen Teil der Zelle verdrängte Plasma. Ähnliches fand PLATE bei den Janelliden; auch hier liegt das Konkrement meist im Zentrum der Exkretvakuole. PLATE folgert daraus, daß die Vakuolenflüssigkeit eine zähflüssige, gallertige Masse sein müsse, denn „wäre sie wässrig, so würde das Konkrement der Schwere folgen und zu Boden sinken“.

Das Ureterepithel ist bei *Arion hortensis* noch reichlicher gefaltet als bei *Limax agrestis*. Der absteigende und aufsteigende Schenkel des Harnleiters zeigen im wesentlichen die gleiche histologische Beschaffenheit. Taf. XIV Fig. 13 zeigt ein Stück der Wandung des primären Ureters von *Arion hortensis* bei starker Vergrößerung. Wir sehen die kubischen Ureterzellen, deren Plasma

gestreift erscheint; dazwischen eingekeilt die über das Niveau der Nachbarzellen hervorspringenden, uns schon von *Limax* her bekannten Kalottenzellen mit den zarten, divergent ausstrahlenden Cilien und dem dunkel gefärbten, feinkörnigen Plasma. Die Kalottenzellen liegen bei *Arion* in kleineren Abständen als bei *Limax*; doch stehen sie auch bei *Arion* durchaus nicht überall so dicht wie gerade auf der abgebildeten Stelle, welche einer vorspringenden Falte des primären Harnleiters angehört.

Kurz vor seiner Mündung ist die Wandung des sekundären Ureters an der nach außen gekehrten Seite abgeplattet, besonders da, wo er der Schilddecke angelagert ist. Das mag H. SIMROTH zu der Behauptung veranlaßt haben, der sekundäre Harnleiter sei bei *Arion* ein Halbschlauch, d. h. er sei nur auf der freien, inneren Seite mit eigener Wandung versehen. Diese Behauptung ist nicht richtig. Der sekundäre Ureter besitzt, wie schon PLATE bei *Arion fuscus* fand und wie ich es für *Arion hortensis* bestätigen kann, allseitig sein eigenes Epithel.

PLATE spricht in seiner Abhandlung über die opisthopneumonen Pulmonaten *Daudebardia* und *Testacella* die Ansicht aus, daß sowohl der sekundäre wie der primäre Harnleiter der *Stylommatophoren* aus der Wandung der Atemkammer hervorgegangen sei (also gerade das Gegenteil der sonderbaren, jetzt allgemein aufgegebenen Nephropneustentheorie v. JHERINGS). Der sekundäre Ureter ist nach PLATE nur als ein umgebogener Teil des primären Harnanges zu betrachten. Ein Argument für seine Auffassung, der gesamte Harnleiter sei aus der Wandung der Lungenhöhle entstanden, sieht er darin, daß bei *Testacella fischeriana* in der Lungenhöhle ebensolche Kalottenzellen vorkommen, wie sie für den Ureter der *Stylommatophoren* charakteristisch sind. Diese Ansicht gründet sich allein auf den eben erwähnten histologischen Befund und müßte erst entwicklungsgeschichtlich bestätigt werden. Für den sekundären Harnleiter ist PLATES Auffassung wohl zutreffend. J. MEISENHEIMER fand bei *Limax maximus* (Organogenese einer Lungenschnecke, 1898), daß der sekundäre Ureter ontogenetisch aus einer Rinne der Mantelhöhle entsteht. Der primäre Harnleiter dagegen geht aus einer gesonderten Einstülpung des Ektoderms hervor.

Der Schalenraum nimmt bei *Arion* dieselbe Lage ein wie bei *Limax*. Er enthält, wie schon erwähnt, kein zusammenhängendes Schalenrudiment, sondern lose, sich sandartig anfühlende Körnchen aus kohlensaurem Kalk. Die Schalenkammer ist allseitig von

einem Plattenepithel ausgekleidet, in welches nur an den Seiten, wo die untere Wand in die dorsale übergeht, auf eine kleine Strecke cylindrische Zellen eingeschaltet sind. Dieser Streifen cylindrischen Epithels entspricht offenbar den hohen Cylinderzellen, welche bei *Limax* am Schalenrand zu finden sind (vergl. Taf. XV, Fig. 16).

#### IV. Die Renopericardialverbindung bei einigen einheimischen Basommatophoren.

Nach meinen Untersuchungen über den Herzbeutelnierenkomplex unserer Nacktschnecken habe ich auch zwei Repräsentanten einheimischer Basommatophoren, *Lymnaeus stagnalis* und *Planorbis carinatus* zum Vergleich herangezogen. Zunächst untersuchte ich *Lymnaeus stagnalis* und fand hier ein gut ausgebildetes Nephrostom, welches mich durch seine Größe überraschte. Der kräftig flimmernde Kanal (Taf. XV, Fig. 20) zeigt einige in das Lumen vorspringende Falten; die pericardiale Mündung ist außerordentlich weit ( $420\ \mu$ ). Bei einem erwachsenen Tier mißt das Lumen des Kanals im Mittel ca.  $310\ \mu$  im Durchmesser.

Es ist interessant, die Maßzahlen des Nephrostomlumens bei den Pulmonaten miteinander zu vergleichen. Ich habe da folgende Werte gefunden:

	mittlerer Durchmesser des Renopericardialkanals	
<i>Limax agrestis</i>	28 $\mu$	
<i>Limax maximus</i>	58 $\mu$	
<i>Helix pomatia</i>	40 $\mu$	
<i>Arion empiricorum</i>	60 $\mu$ <sup>1)</sup>	
<i>Arion hortensis</i>	28 $\mu$	
<i>Lymnaeus stagnalis</i>	310 $\mu$	{ renale Mündung 200 $\mu$ pericardiale Mündung 420 $\mu$
<i>Planorbis carinatus</i>	40 $\mu$	

Aus diesen Zahlenangaben ersieht man, daß die Basommatophoren — wenn man die Gesamtgröße und das Gewicht des Tieres mit in Betracht zieht — ein erheblich weiteres Nephrostom haben als die Stylommato-

1) Diese Zahl bezieht sich nur auf den eigentlichen Kanal, die bedeutend erweiterte renale Mündung (bis  $210\ \mu$ ) ist nicht mit in Berechnung gezogen.



phoren. Für *Lymnaeus stagnalis* ist das ohne weiteres evident, und der kleine *Planorbis carinatus* hat einen Renopericardialkanal von demselben Durchmesser wie die unvergleichlich viel größere und schwerere *Helix pomatia*.

Da das Pericard eine exkretorische Bedeutung hat, so kann man aus der relativen Weite des Renopericardialkanals einen Schluß ziehen auf die relative Menge der Flüssigkeit, welche in dem Pericard abgeschieden wird. Daher ist anzunehmen, daß bei den Basommatophoren, welche ein verhältnismäßig weites Nephrostom haben, sehr viel Flüssigkeit im Herzbeutel abgesondert und durch die Nierenspritze entleert wird, bei den Landschnecken aber relativ wenig. In Uebereinstimmung damit steht das Vorkommen einer Pericardialdrüse bei *Lymnaeus stagnalis*.

#### Ueber eine Pericardialdrüse am Atrium von *Lymnaeus stagnalis* und die exkretorische Funktion des Pericardepithels überhaupt.

Der in Taf. XV, Fig. 20 dargestellte Querschnitt durch den Herznierenkomplex läßt am Vorhof zahlreiche, dünnwandige Divertikel erkennen. Diese Divertikel sind gebildet von der dem Pericardepithel angehörenden Wandung des Atriums. Taf. XV, Fig. 21 stellt ein paar solcher Gebilde bei starker Vergrößerung dar. Das freie, blasig aufgetriebene Ende der Divertikel ist von stark abgeplatteten Zellen begrenzt. Nahe der Basis nehmen die Zellen mehr kubische Gestalt an. Hier setzen sich Muskelfibrillen an, die auch zum Teil in das Innere des Divertikels hineinreichen. Ich halte dieses Gebilde, wie gesagt, für eine Form der Pericardialdrüse, wie sie ja schon durch C. GROBBEN an den Atrien einiger Prosobranchier und auch bei Opisthobranchiern am Aortenstamm beobachtet wurden. Die von GROBBEN für *Haliotis* gegebene Beschreibung und Abbildung der atrialen Pericardialdrüsen zeigt sehr viel Aehnlichkeit mit meinem Befund bei *Lymnaeus stagnalis*. Ich kann also die Angabe GROBBENS, daß bei einer Anzahl von Prosobranchiern und Opisthobranchiern Pericardialdrüsen vorkommen, dahin erweitern, daß auch *Lymnaeus stagnalis*, also ein Repräsentant der basommatophoren Pulmonaten, eine Atrialdrüse besitzt.

Was GROBBEN über die Funktion dieser Organe sagt, will ich wörtlich zitieren: „Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß

diese als Pericardialdrüse gedeuteten Organe eine exkretorische Bedeutung haben wegen der innigen Beziehung zum Blutgefäßsystem. In der Struktur der Zellen kommt freilich diese exkretorische Tätigkeit nicht zum Ausdruck; ihre flache Gestalt ist aber der Abscheidung von Wasser jedenfalls günstig. Es ist die exkretorische Bedeutung auch deshalb wahrscheinlich, weil die Pericardialdrüse überall da gut ausgebildet ist, wo wir ein großes, kräftig flimmerndes Nephrostom finden (z. B. bei den Opisthobranchiern). Aus der bedeutenden Größe des Trichters ist zu schließen auf die Notwendigkeit eines Organs dieses Umfanges, welche durch funktionelle Anpassung erlangt wurde, und damit weiter auf die sehr lebhafte, exkretorische Tätigkeit des Herzbeutelepithels, die durch die Saugwirkung des Flimmertrichters wiederum eine gesteigerte sein mag. Vielleicht besteht auch eine Korrelation zu der mit der Nahrungsaufnahme verknüpften Aufnahme großer Flüssigkeitsmengen.“

GROBBEN sucht so eine kausale Erklärung für das Vorkommen einer Pericardialdrüse in Korrelation mit einem großen Nephrostom bei den Wasserschnecken zu geben. Er ist der Ansicht, daß das exkretorische Pericardepithel hauptsächlich der Ausscheidung von Wasser dient, und ich teile seine Meinung. Wahrscheinlich kommen als Abscheidungsprodukte der Pericardialdrüse nur in Betracht Wasser und leichtlösliche Salze von geringer Molekulargröße (NaCl etc.), jedenfalls nur Kristalloide und keine Kolloide, denn nur erstere vermögen durch Diffusion eine semipermeable Membran zu durchdringen. Dabei ist natürlich vorausgesetzt, daß sich die Wandung der Atrialdrüse wie eine semipermeable Membran verhalte<sup>1)</sup>.

Um die Abscheidung von Wasser durch die Pericardialdrüse und die Entleerung durch das Nephrostom auch auf direkte Weise zu ermitteln, habe ich auf einen mir von Herrn Prof. ZIEGLER erteilten Rat folgende Experimente gemacht.

Ein Exemplar von *Lymnaeus stagnalis*, das ich in einem Aquarium mit Wasserpflanzen, also unter normalen Lebens-

---

1) Ich halte diese Annahme für wahrscheinlich. Allerdings kann ihre Richtigkeit nicht mit absoluter Sicherheit behauptet werden, da sich lebende Zellen in Bezug auf die Diffusionsvorgänge anders verhalten können als leblose Membranen.

bedingungen, eine Zeitlang hielt, wurde, nachdem das der Schale anhaftende Wasser abgetropft und mit Fließpapier entfernt war, zur Wägung gebracht; dann einige Zeit (18—24 Stunden) in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre schwebend erhalten und wieder gewogen. Das Tier hat natürlich an Gewicht abgenommen und zwar um ca. 4—6 Proz. je nach der Dauer des Versuches. Wodurch wird nun die Gewichtsabnahme bedingt? Zweifellos in erster Linie durch den Wasserverlust, und zwar einerseits durch die exkretorischen Organe, andererseits durch die Hautoberfläche. Die Verdunstung an der Oberfläche kann aber nur gering gewesen sein, da das Tier sich in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre befand. In Betracht zu ziehen ist ferner, daß der Respirationsprozeß gesteigert sein kann, wenn das normalerweise im Wasser lebende Tier dauernd von Luft umgeben ist. Jeder Atmungsprozeß ist aber, chemisch betrachtet, einem Verbrennungsprozeß zu vergleichen, bei dem Kohlendioxyd und Wasser entsteht, und das hat einen Gewichtsverlust zur Folge. Aber bei der geringen Intensität des Lebensprozesses eines in Ruhe befindlichen kaltblütigen Tieres dürfte auch der Gewichtsverlust durch Abgabe von Kohlensäure infolge der Atmung nur unbedeutend sein. Wenn man aber die Größe des Nephrostoms bedenkt, die ja nach meinen Messungen 0,3—0,4 mm beträgt und nun in Erwägung zieht, daß in 18 resp. 24 Stunden eine recht ansehnliche Flüssigkeitsmenge durch den Kanal entleert werden kann, so ist es wohl wahrscheinlich, daß der Gewichtsverlust zum größten Teil durch die auf diesem Wege abgegebene Flüssigkeitsmenge bedingt ist. Es wäre sonst auch nicht einzusehen, welchen Zweck das große Nephrostom haben sollte.

Die Vermutung GROBBENS, die Pericardialdrüse in Korrelation mit einem besonders großen Nephrostom sei eine funktionelle Anpassung an die mit der Nahrungsaufnahme verknüpfte Aufnahme großer Flüssigkeitsmengen, habe ich durch meine Experimente jedenfalls bestätigen können. Wenn ich nämlich das Tier, nachdem es längere Zeit außerhalb des Wassers gehalten und dann gewogen wurde, wieder in ein Gefäß brachte, das nur reines Wasser enthielt, so hatte es schon nach Verlauf von  $\frac{3}{4}$  bis 1 Stunde sein ursprüngliches Gewicht wieder erreicht, ja bisweilen sogar überschritten. Die Schnecke tritt dabei so weit wie möglich aus dem Gehäuse hervor und scheint begierig Wasser einzusaugen. Wie weit die Wiederaufnahme des Wassers durch den Mund, wie weit sie durch die Haut geschieht, läßt sich natürlich nicht sagen.



Einige Resultate meiner Wägungen will ich hier anführen:

Gewicht der Schnecke bei Beginn des Ex- perimentes	Gewicht nach 24-stündigem Aufent- halt in Luft	Gewicht nach darauf- folgenden 1-stündigem Aufenthalt in Wasser
2,735 g	2,615 g	2,770 g
	18-stündigem Aufent- halt in Luft	$\frac{3}{4}$ -stündigem Aufent- halt in Wasser
4,262 g	4,113 g	4,259 g
	24-stündigem Aufent- halt in Luft	1-stündigem Aufent- halt in Wasser
4,845 g	4,562 g	4,832 g

Nach meinen Beobachtungen bei *Lymnaeus stagnalis* kam ich anfangs auf die Vermutung, daß vielleicht bei den Basommato-phoren ganz allgemein eine atriale Pericardialdrüse vorkomme. Ich untersuchte daraufhin *Planorbis carinatus* auf Schnittserien, habe aber an der vom Pericardepithel gebildeten Vorhofwandung keine durch Divertikelbildung bedingte Oberflächenvergrößerung wahrnehmen können, welche als Pericardialdrüse im Sinne GROBBENS zu bezeichnen wäre. Der Vorhof zeigt vielmehr eine einfache glatte Wandung.

Dennoch bin ich fest davon überzeugt, daß auch hier die pericardiale Wandung des Atriums der Exkretion von Wasser und Salzen dient. Dazu berechtigt mich nicht nur die Existenz eines relativ großen Nephrostoms; die Zellen der Wand des Atriums sind nämlich, wie auf Textfig. 12 ersichtlich, außerordentlich stark abgeflacht zu einer ganz dünnen Membran, die zweifellos wasserlösliche Kristalloide leicht hindurch diffundieren läßt. Die spärlich verteilten, flach scheibenförmigen Kerne wölben sich bisweilen buckelartig nach außen vor. Wenn ich aus den angegebenen Gründen darauf schließe, daß die pericardiale Wand des Atriums auch bei *Planorbis carinatus* wesentlichen Anteil an der Exkretion

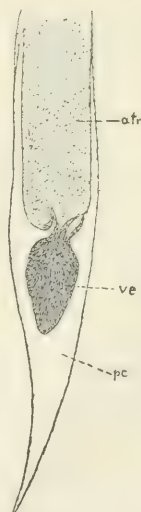


Fig. 12. Schnitt durch den Herzbeutel von *Planorbis carinatus*. *pc* Pericardialhöhle, *atr* dünnwandige Vorkammer, *ve* muskulöse Herzkammer.

nimmt, so behaupte ich damit keineswegs, daß nur dieser Teil des Pericardepithels exkretorisch wirksam sei; ich halte es im Gegenteil für wahrscheinlich, daß auch die übrigen

Partien der flachen Pericardwand, soweit diese mit Blutlakunen in Berührung stehen, für die Exkretion in Frage kommen.

In Textfig. 13 habe ich eine schematische Darstellung des Herznierenkomplexes von *Planorbis carinatus* gegeben, der sich außerordentlich einfach verhält. In keinem der gebräuchlichen Lehrbücher, auch nicht in der mir zugänglichen Fachliteratur, habe ich eine klare brauchbare Abbildung des Organkomplexes gefunden, aus der die Lage des Nephrostoms zu ersehen wäre. Die Niere ist ein einfacher, nach vorn gerichteter Schlauch, der keine deutliche Differenzierung in Nierenkörper und Ureter zeigt, wie wir

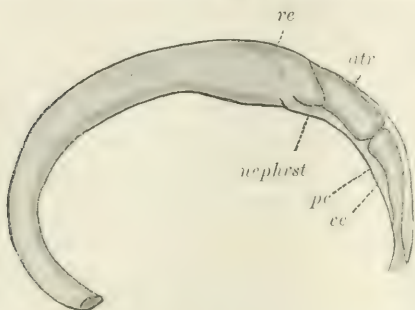


Fig. 13.

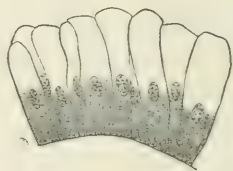


Fig. 14.

Fig. 13. Schematische Darstellung des Pericardialnierenkomplexes von *Planorbis carinatus*. *atr* Vorhof, *ve* Herzkammer, *pc* Herzbeutel, *re* Niere, *nephst* Nephrostom.

Fig. 14. Nierenepithel von *Planorbis carinatus*.

sie bei den früher besprochenen Stylommatophoren so scharf ausgeprägt gefunden haben. Die Wandung dieses Schlauches ist in Falten gelegt, welche von großen Blutlakunen und Mesenchym ausgefüllt werden. Das Drüsenepithel der Niere besteht aus ungefähr cylindrischen Zellen, deren Kerne etwa im Zentrum der Zelle liegen. Im oberen Teil der Zelle hat sich die Exkretflüssigkeit in einer wasserhellen Vakuole angesammelt (Textfig. 14). Hinter der Niere liegt der Herzbeutel; der Renopericardialkanal befindet sich auf der unteren Seite des hinteren Nierenendes. Der Kanal ist nach links vorn gerichtet und mündet von unten her in den Nierenschlauch. Die kubischen Zellen des Ganges sind mit wenigen sehr langen, nach der Niere zugekehrten Cilien besetzt (Taf. XV, Fig. 22).

Jena, Zoologisches Institut der Universität, Juni 1907.

### Literatur.

- 1) AMAUDRUT, La structure et la circulation dans l'organe de Bojanus de quelques Mollusques pulmonés. Bull. Soc. Philom., T. X.
- 2) BEHME, TH., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnleiters der Lungenschnecken. Archiv für Naturgesch., Jahrg. LV, 1889.
- 3) BERGH, R., Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Onchidien. Morphol. Jahrb., Bd. X.
- 4) — Report on the Nudibranchiata. Challenger Reports, Vol. X, 1884.
- 5) BERNARD, F., Recherches sur les organes palléaux des gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. Nat. Zool., Bd. IX, 1890.
- 6) DE BLAINVILLE, Manuel de malacologie, Paris 1825.
- 7) BÖHMIG, L., Zur feineren Anatomie von Rhodope Veranii KÖLLIK. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. LVI, 1893.
- 8) BRAUN, M., Ueber den Harnleiter bei Helix. Nachrichtenblatt d. deutsch. malakozool. Gesellsch., 1888.
- 9) BROCK, J., Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylomatophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV, 1886.
- 10) BRONN, Klassen und Ordnungen. Bd. III. Malakozoa (W. KEFERSTEIN), 1862—1866.
- 11) BÜTSCHLI, O., Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (Paludina). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, 1879.
- 12) COLLINGE, W. E., On some European slugs of the genus Arion. Reports of the Zool. Soc., 1897.
- 13) v. ERLANGER, R., Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Teil I und II. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891.
- 14) — Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Morph. Jahrb., Bd. XXII, 1896.
- 15) GEGENBAUR, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig 1855.
- 16) GOETTE, A., Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. Verh. d. Deutsch. zool. Gesellsch., Leipzig 1896.
- 17) GOODRICH, E. S., On the renopericardial canals in Patella. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLI, 1898.
- 18) GROBBEN, C., Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien, Bd. V, 1884.
- 19) — Die Pericardialdrüse der Gasteropoden. Arbeit. a. d. zool. Institut Wien, Bd. IX, 1890.
- 20) HAECKEL, E., Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere, Bd. II, Berlin 1896.
- 21) HALLER, B., Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier nebst Bemerkungen über die phylogenetischen Beziehungen der Mollusken zueinander, Leipzig 1894.
- 22) HANCOCK, On the structure and homologies of the renal organ in the Nudibranchiate Mollusca.



- 23) HANITSCH, R., Contributions to the anatomy and histology of *Limax agrestis*. From Proc. Biol. Soc. Liverpool, Vol. II, 1888.
- 24) HECHT, E., Sur la multiplicité des canaux rénopericardiques chez *Elysia viridis*. Bull. soc. zool. France, T. XXII, 1897.
- 25) HERTWIG, O. und R., Die Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., 1881.
- 26) v. JHERING, H., Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLI, 1885.
- 27) — Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, Leipzig 1877.
- 28) KÖHLER, A., Beiträge zur Anatomie der Gattung *Siphonaria*. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. VII.
- 29) KOROID, C. A., On the early development of *Limax*. Bull. of the Museum of comparat. Zool. Cambridge, Vol. XXVII, 2.
- 30) KOLLMANN, J., Ueber Verbindungen zwischen Cölom und Nephridien. Festschrift zum Würzburger Jubiläum, 1882.
- 31) LACAZE-DUTHIERS, H. de, Hist. de la Testacelle. Arch. Zool. expér., T. V, 1887.
- 32) — Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Annales d. Sc. nat., Zoologie, 4. sér., T. VI et VII, 1857.
- 33) LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, I, Mollusca. 2. Aufl., Jena 1900.
- 34) — Trophocöltheorie, Jena 1903.
- 35) MECKEL, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Arch. f. Anat. u. wiss. Med., 1846.
- 36) MEISENHEIMER, J., Organogenese einer Lungenschnecke (*Limax maximus*). Von der philosoph. Fakultät zu Marburg gekrönte Preisschrift. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIII, 1898.
- 37) — Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. Teil I und II. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII, 1896.
- 38) MEURON, P. de, Sur les organes rénaux des embryons d'*Helix*. Compt. rend., T. XCVIII, 1884.
- 39) NALEPA, A., Beiträge zur Anatomie der Stylomatophoren. Sitz.-Bericht Akad. Wien, Bd. LXXXVII, 1883.
- 40) NÜSSLIN, O., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Habilitationsschrift. Karlsruhe 1879.
- 41) PELSENER, P., Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. couronnés de l'Acad. sc. Belgique, T. LIII, 1893.
- 42) — Sur la morphologie des branchies et des orifices rénaux et génitaux des Chitons. Bull. sc. de France et de Belgique, T. XXXI, 1897.
- 43) PLATE, L., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. IX, 1896.
- 44) — Ueber primitive und hochgradig differenzierte Lungenschnecken (*Pythia scarabeus* und *Vaginula gayi* F.). Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch., 1897.
- 45) — Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen *Daubardia* und *Testacella*. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. IV, 1891.

- 46) PLATE, L., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pulmonaten. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. VII, 1894.
- 47) — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. XI, 1898.
- 48) — Mitteilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Bd. XL, 1894.
- 49) — Das Herz der Dentalien. Zool. Anz., Jahrg. XIV, 1890.
- 50) PÖTZSCH, O., Ueber die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. XX, 1904.
- 51) RABL, C., Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. IX, 1875.
- 52) RAY LANKESTER, E., Observations on the development of the pondsnail (*Lymnaeus stagnalis*) and on the early stages of other Mollusca. Micr. Sc., Vol. XIV, 1874.
- 53) SARASIN, P. und F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, 1884—1886.
- 54) SEMPER, C., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VIII, 1857.
- 55) SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena 1902.
- 56) SCHMIDT, F., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. VIII, 1895.
- 57) SCHMIDT, O., Handbuch der vergleichenden Anatomie, 1876.
- 58) SIMROTH, H., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. XLII, 1885.
- 59) — Ueber einige Vaginula-Arten. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. V, 1890.
- 60) STIASNY, G., Die Niere der Weinbergschnecke. Zool. Anz., 1903.
- 61) TÖNNIGES, C., Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. LXI, 1896.
- 62) v. WISSEL, K., Beiträge zur Anatomie der Gattung *Oncidiella*. Inaug.-Dissert., Berlin 1898.
- 63) ZIEGLER, H. E., Entwicklung von *Cyclas cornea*. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XLI, 1885.
- 64) — Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch., 8. Vers., 1898.

## Erklärung der Abbildungen.

### Allgemeine Bezeichnungen.

<i>an</i> After	<i>mz</i> Mesenchymzellen
<i>atl</i> Atemloch	<i>n</i> Kern
<i>atr</i> Vorhof des Herzens	<i>nephrst</i> Nephrostom
<i>c</i> Uebergang der Niere in den primären Ureter	<i>pc</i> Pericardium
<i>cl</i> Kloake	<i>pcdr</i> Pericardialdrüsen
<i>cut</i> Cuticula	<i>pz</i> abgeplattete Zellen
<i>dr</i> Drüsen	<i>re</i> Niere
<i>epdsk</i> Epithel der Schalenkammer	<i>rect</i> Enddarm
<i>epk</i> Epithelkern	<i>s</i> innere Schale (Limax)
<i>epz</i> Epidermiszellen	<i>sch</i> Schild
<i>exkrva</i> Exkretvakuole	<i>sk</i> Schalenkammer
<i>hker</i> Harnkonkremente	<i>sr</i> Schalenrudimente
<i>kz</i> Kalottenzellen	<i>urI</i> Primärer Ureter
<i>lgh</i> Lungenhöhle	<i>urII</i> Sekundärer Ureter
<i>mf</i> Muskelfibrillen	<i>va</i> Vakuole
	<i>ve</i> Ventrikel des Herzens

### Tafel XIV.

Fig. 1. Durch Rekonstruktion aus Querschnittserien erhaltene, genaue Darstellung des Herzbeutelnierenkomplexes von *Limax agrestis*. Niere gelb. Ureter schraffiert.

Fig. 2. Querschnitt durch den Pericardialnierenkomplex von *Limax agrestis*, auf welchem das Nephrostom (*nephrst*) und die Mündung des Afters (*an*) getroffen sind. Der Schnitt ist in der Richtung *A—B* durch das Rekonstruktionsbild Fig. 1 gelegt zu denken.

Fig. 3. Querschnitt durch den Pallialkomplex von *Limax agrestis*; in der Richtung *C—D* durch das Rekonstruktionsbild gelegt zu denken. Auf dem Schnitt ist das Atemloch (*atl*) getroffen.

Fig. 4. Nierenepithel von *Limax agrestis*. Hämatoxylin-Rubin., Homog. Imm. Ok. 4, Zeiß.



Fig. 5. Lungengewebe von *Limax agrestis*. Die Lungenhöhle ist von einem ganz flachen Plattenepithel ausgekleidet, welches ektodermaler Herkunft ist. An die Epithelzellen treten einzelne Gruppen von langgestreckten Mesenchymzellen (*mz*) heran. Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat. Homog. Imm., Ok. 8, Zeiß.

Fig. 6. Flimmerzellen des Nephrostoms mit anstoßenden Zellen der Niere von *Limax agrestis*. Hämatoxylin-Rubin. Homog. Imm., Ok. 4, Zeiß.

Fig. 7. *Limax agrestis*. Epithel des primären Ureters. Das Plasma der kubischen Zellen erscheint gestreift. Zwischen den Epithelzellen liegt eine halbkugelig über das Niveau der Nachbarzellen vorspringende Kalottenzelle (*kz*) mit zarten, sonnenartig ausstrahlenden Cilien. Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat. Homog. Imm., Ok. 8, Zeiß.

Fig. 8. *Limax agrestis*. Epithel des sekundären Ureters mit anstoßenden Mesenchymzellen (*mz*). *va* Vakuolen. Die Cuticula (gelb) erscheint wie aus Stäbchen zusammengesetzt. Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat. Homog. Imm., Ok. 8, Zeiß.

Fig. 9. Durch Rekonstruktion aus Querschnittserien gewonnene Darstellung des Herzbeutelnierenkomplexes von *Arion hortensis*. Die den Herzbeutel (*pc*) in Gestalt eines elliptischen Ringes umschließende Niere gelb; Ureter schraffiert. —.—.—.—. bedeutet die Kontur des primären Harnleiters (*urI*) dort, wo er vom sekundären Harnleiter überlagert ist. ..—.—.—. bedeutet die Kontur des sekundären Ureters, wenn er von der Niere oder anderen Organen überdeckt ist. .... Kontur des überdeckten Enddarmes.

Fig. 10. *Arion hortensis*. Querschnitt durch den Pallialkomplex, auf welchem der Uebergang der Niere zum primären Harnleiter getroffen ist (*c*). Der Schnitt ist in der Richtung *A—B* durch das Rekonstruktionsbild Fig. 9 gelegt zu denken. Ueber der Niere liegt die Schalenkammer *sk*, die hier aber keine zusammenhängende Schale wie bei *Limax*, sondern lose, isolierte Kalkstückchen als Schalenrudimente (*sr*) enthält.

Fig. 11. *Arion hortensis*. Querschnitt durch den Pallialkomplex, auf welchem das Herz getroffen ist. Dieses Bild zeigt die mächtige Ausbreitung des sekundären Ureters, welcher die Niere und den primären Harnleiter umgreift und sich zwischen Niere und Pericard einschiebt. Dieser Schnitt ist in der Richtung *C—D* durch das Rekonstruktionsbild (Fig. 9) gelegt zu denken.

Fig. 12. Halbschematische Darstellung des Herzbeutelnierenkomplexes von *Arion empiricorum* nach L. PLATE.

Fig. 13. *Arion hortensis*. Epithel aus dem primären Harnleiter mit drei Kalottenzellen (*kz*). Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat. Homog. Imm., Ok. 8, Zeiß.

Fig. 14. *Arion empiricorum*. Nierenepithel. Die Nierenzellen enthalten in der Regel ein kugeliges stark lichtbrechendes Harnkonkrement (gelb). Das Konkrement ist umgeben von einer wasserklaren Exkretvakuole (*exkrva*). Der Zellkern (*n*) liegt gewöhnlich

im basalen Teil der Zelle oder er ist der seitlichen Wand angeschmiegt, er ist stets von Plasma umgeben. Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Ammonpikrat, Apochromat 4,0 mm, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 15. *Lymnaeus stagnalis*. Nierenepithel. Die Harnkonkremente (*hkr*) sind hier besonders groß. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Apochromat 4,0 mm, Ok. 4, Zeiß.

#### Tafel XV.

Fig. 16. *Limax agrestis*. Schnitt durch die Schalenkammer (*sk*). *s* ist die entkalkte innere Schale. Die hohen, großkernigen Cylinderzellen in der ventralen Wandung der Schalenkammer sondern die jüngste Schicht der Schale ab. Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat, Apochromat 4,0 mm., Ok. 4, Zeiß.

Fig. 17. *Arion empiricorum*. Renale Mündung des Nephrostoms auf einem Frontalschnitt. Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Ammonpikrat, Obj. A, Ok. 4, Zeiß.

Fig. 18. *Limax maximus*. Pericardiale Mündung des Nephrostoms auf einem Querschnitt durch den Pallialkomplex. Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat, Obj. A, Ok. 4, Zeiß.

Fig. 19. *Limax maximus*. Drüsenzellen auf der Dorsalseite des Schildes. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Obj. D, Ok. 4, Zeiß.

Fig. 20. *Lymnaeus stagnalis*. Schnitt durch den Herzbeutel-nierenkomplex, auf welchem das Nephrostom getroffen ist. Am Vorhof des Herzens (*atr*) sieht man zahlreiche, vom Pericardepithel gebildete Divertikel (*pcdr*), welche als Pericardialdrüsen im Sinne GROBBENS aufzufassen sind. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Obj. a, Ok. 2, Zeiß.

Fig. 21. *Lymnaeus stagnalis*. Atriale Pericardialdrüse (vgl. Fig. 20 *pcdr*) bei starker Vergrößerung. Die Zellen am freien, blasig aufgetriebenen Ende der vom Herzbeutelepithel gebildeten Divertikel sind stark abgeflacht (*ps*), nahe der Basis nehmen sie mehr kubische Gestalt an. Hier setzen sich Muskelfibrillen an (*mf*), die auch in das Innere des Divertikels hineinreichen. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Homog. Imm., Ok. 4, Zeiß.

Fig. 22. *Planorbis carinatus*. Flimmerzellen des Nephrostoms. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Apochromat 4,0 mm, Ok. 4, Zeiß.

# Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen.

Von

**Dr. H. Eggeling,**

a. o. Professor und Prosektor am anatom. Institut der Universität Jena.

**Hierzu Tafel XVI—XVIII.**

---

In drei kürzlich erschienenen Abhandlungen zeigte BUJARD (1905, 1906) an der Hand einiger Beispiele verschiedener Vertreter von Säugetieren und Vögeln die Abhängigkeit des Reliefs der Darmschleimhaut von der Beschaffenheit der Nahrung. Ein leitender Gesichtspunkt dabei war die Ueberlegung, daß die Faltenbildungen der Schleimhaut in erster Linie der Resorption dienen. Je größer die Oberfläche, um so reichlicher ist die Resorption. Die Oberflächenvergrößerung der Darmschleimhaut wird also um so stärker ausgebildet sein, je rascher die Resorption sich vollziehen muß. In dem langen Dünndarm der Herbivoren werden geringere Faltenbildungen für die Resorption genügen, während in dem kurzen Dünndarm der Carnivoren eine viel stärkere Oberflächenvergrößerung notwendig ist. Die Befunde lehrten, daß der am meisten wirksame Faktor für die Gestaltung der Schleimhautfalten nicht der chemische Vorgang des Verdauungsprozesses, sondern das Volum der Nahrungsmittel, vor allem das Volum der durch die Verdauungssäfte unlöslichen Residuen ist. Je größer die Masse der unverdaulichen Bestandteile der Nahrung (Cellulose, Chitin etc.) ist, um so einfachere Formen nimmt die Faltenbildung des Dünndarmes an.

Angeregt durch diese Untersuchungen, legte ich mir die Frage vor, inwieweit das Dünndarmrelief der Knochenfische, das nach den Angaben in OPPELS Handbuch und in GEGENBAURS Vergleichender Anatomie überaus wechselnde Formen darbietet, aus der Beschaffenheit der Nahrung seine Erklärung findet. Während



eines Aufenthaltes am russischen zoologischen Laboratorium in Villefranche s. M.<sup>1)</sup> benutzte ich in diesem Frühjahr während der Monate März-April die günstige Gelegenheit, ein größeres Material von Teleostierdärmen zu sammeln. Die große Mehrzahl der Fische kaufte ich auf dem Fischmarkt in Nizza möglichst frisch. Dies Material ergänzte ich später, soweit irgend möglich, durch Fische, die ich in Jena lebend erhalten konnte.

Die Präparation wurde in der Weise vorgenommen, daß ich Stücke aus den frischen Därmen, zum Teil auch erst später aus den mit 60-proz. Alkohol injizierten Därmen der Länge nach aufschnitt und nach sorgfältiger Reinigung durch Abspülen mit Wasser nach einer modifizierten SEMPERSchen Trockenmethode behandelte, deren großen Wert für die Herstellung handlicher Oberflächenbilder ich während meiner Assistentenzeit an den anatomischen Instituten zu Zürich und Würzburg unter Leitung von Herrn Professor STÖHR schätzen gelernt hatte. Die unter möglichster Vermeidung großer Dehnung auf Korkplatten aufgespannten Darmstücke kamen zuerst auf 24 Stunden in eine 4-proz. Formalinlösung, wurden dann in steigendem Alkohol gehärtet und entwässert und endlich in Terpentinöl übertragen. Hier blieben sie bis zu völliger Aufhellung, wurden dann wieder auf Korkplatten aufgespannt, von denen sie natürlich vor dem Einlegen in Alkohol abgenommen werden müssen, und endlich langsam in der Sonne oder auf dem Wärmeschrank getrocknet. Auf diese Weise erhielt ich wohl ein wenig geschrumpfte, aber sehr übersichtliche Oberflächenbilder, von denen auch verhältnismäßig leicht photographische Abbildungen hergestellt werden können. Sie erschienen mir wesentlich zuverlässiger als die Untersuchung der Schleimhautfalten in Flüssigkeiten, woraus sich wohl auch zum Teil eine große Reihe sehr widersprechender Angaben in der Literatur erklärt. Zum Aufspannen erwiesen sich als sehr geeignet die nicht leicht rostenden, allerdings ziemlich weichen, gewöhnlichen Messingstecknadeln.

---

1) Der Aufenthalt in Villefranche s. M. wurde mir ermöglicht durch die Hilfe der PAUL v. RITTER-Stiftung, für deren Vermittlung ich Sr. Exzellenz dem Wirkl. Geh. Rat Herrn Professor HAECKEL meinem hochverehrten Lehrer, auch hier herzlichen Dank sage. Gleichzeitig benutze ich gern die Gelegenheit, meiner Dankbarkeit gegenüber der Leitung des Laboratoire Russe, besonders den Herren Prof. v. DAVIDOFF und Dr. GARIAEFF wiederholten Ausdruck zu geben.

Um über ein möglichst großes Tatsachenmaterial zu verfügen, habe ich in den folgenden Schilderungen auch alle in der Literatur vorliegenden Angaben über das Darmrelief der Teleostier, soweit sie mir zugänglich waren, zusammengestellt. Demnach verfügte ich im ganzen über 179 Species, von denen ich selbst 43, darunter 14 bisher noch nicht berücksichtigte, untersuchte. In erster Linie richtete ich mein Augenmerk auf den Dünndarm, ich habe aber auch eine Reihe von Angaben über das Relief der Dickdarmschleimhaut mit eingefügt und außerdem die ganze Anordnung des Magendarmkanals in kurzem geschildert. Eine Vollständigkeit in letzterer Hinsicht war nicht beabsichtigt, da sie den Rahmen der zunächst gestellten Aufgabe überschritten hätte.

In der Nomenklatur und Disposition habe ich mich in erster Linie an das neu erschienene Werk von SCHMIEDEKNECHT (1906) angelehnt, und zwar aus äußeren Rücksichten. Es hat mir fern gelegen, in den schwierigen Fragen der Teleostier-Nomenklatur und -Systematik Stellung nehmen zu wollen. Die von SCHMIEDEKNECHT nicht berücksichtigten außereuropäischen Fische habe ich unter Benutzung der systematischen Werke von LEUNIS (1883) und GÜNTHER (1886) an geeignet erscheinender Stelle eingefügt. Aus diesen Werken sowie aus BREHMS Tierleben entnahm ich zahlreiche Angaben über die Ernährung der Knochenfische, soweit nicht die Untersuchung des Magen- und Darminhaltes der mir vorliegenden Tiere Aufklärung brachte. Bisweilen machte die Identifizierung der in älteren Werken angewandten Namen, besonders auch der französischen Fachausdrücke, mit der von SCHMIEDEKNECHT angewandten Nomenklatur Schwierigkeiten für den mit der Systematik der Teleostier nicht näher Vertrauten. Sollte dadurch, daß hier Irrtümer vorkommen, die Zahl der besprochenen Species sich etwas erhöhen oder verringern, so dürfte dies für das Ziel der vorliegenden Untersuchung belanglos sein. In zweifelhaften Fällen wurden die von den betreffenden Autoren benutzten Namen in Klammern beigefügt.

Sämtliche besprochenen Species sind in fortlaufender Reihe numeriert, die von mir selbst untersuchten mit einem \*, die hier, soweit meine Literaturkenntnis reicht, bezüglich ihres Darmreliefs zum ersten Mal besprochenen Formen mit \*\* gekennzeichnet. Eine Uebersicht über sämtliche untersuchten Species findet sich am Schlusse der Abhandlung.

**A. Chorignathi.****a) Acanthopterygii.****I. Percidae.**

Alle Percidae sind nach LEUNIS (1883, p. 660) und GÜNTHER (1886, p. 263) Fleischfresser.

**\*1. *Perca fluviatilis* (Figur auf Taf. XVI).**

Der Darmkanal ist von geringer Länge. Am Anfang des Dünndarms finden sich 3 (CUVIER 1835, p. 333) oder auch 4 (MECKEL 1829, p. 246) Appendices pyloricae. Die Innenfläche des Darmes ist nach RUDOLPHI (1802, p. 69) wie bei *Acerina cernua* „sehr zierlich netzförmig gefaltet, jedoch so, daß die Fältchen desto stärker sind, je näher sie dem Magen stehen, und die innerste Haut hier ganz kraus erscheint, da hingegen der Darm im ferneren Verlaufe aussieht, als ob feine geschlängelte Längsfalten hinabließen“. Auch im Bereich des Netzwerkes überwiegen die längsverlaufenden Fältchen. Das Vorhandensein von vorwiegend longitudinal angeordneten Schleimhautfalten, die unter spitzen Winkeln zusammentreten und polygonale resp. rautenförmige Grübchen zwischen sich fassen, beschreiben auch CUVIER (1810, p. 536; 1835, p. 333), MECKEL (1829, p. 246) und MILNE EDWARDS (1860, p. 388). Die Längsfalten sind anscheinlich nach MECKEL. CUVIER beschreibt ihre Ränder als wellenförmig. Sie erstrecken sich durch den ganzen Dünndarm. Im Mastdarm fand CUVIER quere, im Zickzack verlaufende Falten.

Das von mir untersuchte Exemplar besaß eine Gesamtlänge von 270 mm, die Entfernung von der Herzspitze bis zum After maß 95 mm. Der Magen beginnt mit einer weiten Pars cardiaca, die sich kaudalwärts in einen ebenfalls weiten Sack fortsetzt, welcher etwa entsprechend der Mitte der Bauchhöhle blind endigt. Ungefähr in der Mitte der Länge von Pars cardiaca und Blindsack geht die enge Pars pylorica in einem fast rechten Winkel ab. Sie setzt sich fort in den Dünndarm, dessen Anfang mit 3 ziemlich langen und weiten Appendices pyloricae versehen ist. Das Lumen des Dünndarms ist etwa dasselbe wie in der Pars pylorica. Nach dem After zu nimmt es allmählich ab. Eine äußerliche Abgrenzung von Dickdarm und Dünndarm war nicht wahrnehmbar. Der Darmkanal ist ziemlich kurz. Ein Schenkel verläuft gerade nach hinten bis in das letzte Drittel der Leibeshöhle. Dieser biegt nach vorn um in einen aufsteigenden Schenkel bis zur Gegend



des Pylorus und setzt sich von da in einem zweiten absteigenden Schenkel direkt zum After fort. Stücke aus dem Anfang und mittleren Teil des Darmes wurden in Formalin ausgebreitet. Am Anfang finden sich sehr ansehnliche, ziemlich gerade verlaufende Längsfalten mit gekräuseltem freien Rand. Gelegentlich teilen sich diese Falten unter sehr spitzen Winkeln und stehen durch diese Seitenäste untereinander in Verbindung. In dem Raum zwischen den groben Längsfalten mit ihren Seitenästen, deren Ränder ebenfalls gekräuselt sind, findet sich ein feines Netz ganz niedriger glattrandiger Fältchen, welche polygonale Maschenräume einschließen. Im mittleren Teil des Dünndarms werden die Längsfalten niedriger, rücken dichter aneinander, ihr Rand erscheint weniger stark krausenartig gefaltet. Die sekundären kleineren Falten zwischen den Hauptlängsfalten treten zurück.

Die Nahrung des Flußbarsches besteht nach BREHM (1892, p. 38) in der Jugend aus Würmern und Kerbtierlarven, später aus kleineren Fischen, Krebsen und Lurchen, zuletzt auch sogar kleinen Säugetieren, z. B. Wasserratten. Er ist außerordentlich gefräßig. Ebenso äußert sich LEUNIS (1883, p. 662), der auch noch Schnecken als seine Beute erwähnt. Bei dem mir vorliegenden Exemplar enthielt der Magen nur wenig, nicht erkennbaren weichen Inhalt.

## 2. *Lucioperca (Perca) lucioperca* (RUDOLPHI 1802, p. 68).

Die Oberfläche der Darmschleimhaut ist netzförmig gefaltet, „allein so, daß einzelne Fältchen stärkere Verlängerungen bilden; im Mastdarm sind diese mehr oder weniger zungenförmigen Verlängerungen nicht allein häufiger, sondern auch sehr viel größer. Wenn man diese Verlängerungen mit der Pincette ausbreitet, sieht man, daß sie den übrigen anastomosierenden Fältchen gehören und selbst wieder gefaltet sind. Sonderbar ist es immer, daß sie im letzten Teil mehr als doppelt so groß sind.“ Ähnliche von Falten entstehende lange Fortsätze hat RUDOLPHI (1828, p. 209) auch bei vielen anderen Fischen gefunden. Von diesen erwähnt er besonders *Ammodytes*. Der Zander besitzt 7 ziemlich lange *Appendices pyloricae*.

LEUNIS (1883, p. 662) bezeichnet den Zander als einen sehr gefräßigen Räuber, der von kleinen Fischen und wirbellosen Tieren lebt. Auch BREHM (1892, p. 43) nennt ihn einen außerordentlich raubgierigen Fisch, der alle kleineren Klassenverwandten gefährdet und seine eigene Brut nicht verschont.

3. *Aspro apron* (CUVIER 1835, p. 335).

Der am Beginn mit 2 Appendices pyloricae ausgestattete Dünndarm ist kurz, ziemlich weit und dünnwandig gebaut. Seine Innenfläche ist in ganzer Ausdehnung mit einem Netz von Falten, die polygonale Maschen umschließen, bedeckt.

Die ziemlich kleinen Fische ernähren sich nach BREHM (1892, p. 44) von Würmern und kleinen Fischen.

4. *Acerina (Perca) cernua* (RUDOLPHI 1802, p. 69).

Die Innenfläche der Darmschleimhaut ist ebenso gebaut wie bei *Perca fluviatilis*. Sie ist bedeckt von vorwiegend längsverlaufenden Falten, die durch Verästelungen miteinander in Verbindung stehen und so ein zierliches Netzwerk bilden. In der Nähe des Magens sind die Falten ansehnlich, die ganze Oberfläche erscheint kraus. Im weiteren Verlauf des Darmkanals ziehen die Längsfalten geschlängelt nach hinten. Es finden sich 3 kurze Appendices pyloricae.

Der Kaulbarsch frisst Fischlaich, junge Fische und andere kleine Wassertiere (LEUNIS 1883, p. 662), angeblich auch Gras und Ried (BREHM 1892, p. 41).

\*5. *Labrax (Dicentrarchus) lupus* (oder *punctatus*?). (Figur auf Taf. XVI.)

In den Anfang des Darmes beim „Bar“ (CUVIER 1835, p. 333) münden 5 Appendices pyloricae. Der Darm ist kurz und besitzt im ersten Abschnitt dünne Wandungen. An seiner Innenfläche finden sich breite Längsfalten mit wellig verlaufendem und krausenartig gefaltetem freien Rand. 16 Hauptfalten treten schärfer hervor. Sie nehmen gegen den Enddarm zu ab. Dessen Innenfläche trägt ebenfalls vorwiegend longitudinale, aber unregelmäßige, winklig gebogene Falten, die netzförmig untereinander verbunden sind. In den letzten 3 Vierteln der Ausdehnung des Rectum ist der freie Rand der Falten mit sehr langen Fransen besetzt. Diese erwähnt auch MILNE EDWARDS (1860, p. 388) als sehr deutlich sichtbar.

Das von mir untersuchte Exemplar mißt im ganzen 312 mm und von der Herzspitze bis zum After 98 mm. Eine weite, kurze Pars cardiaca führt in einen langen, kegelförmigen bis in das letzte Drittel der Bauchhöhle reichenden Magenblindsack. Die Pars pylorica ist ebenfalls weit und kurz. Jenseits der Pylorus-einschnürung finden sich 5 Appendices pyloricae. Der Dünndarm ist von geringer Länge und recht weit, seine Wandungen außer-

ordentlich dünn, so daß sie bei dem ganz frischen, auf dem Markt noch lebenden Tier sehr leicht reißen. Der Hohlraum ist gefüllt mit massenhaftem, etwas körnigen, dunkelbraunen Inhalt. Eine Grenze gegen den Dickdarm ist äußerlich nicht wahrnehmbar. Mehrere Stücke aus dem Anfang und den mittleren Teilen des Dünndarms sowie dem Ende des Dickdarms wurden in Formol aufgespannt.

Am Anfang des Dünndarms bildet die Schleimhaut 16 ziemlich hohe, gerade, längsverlaufende Falten mit vereinzelt kurzen, niedrigen Seitenästen, die sich gelegentlich mit benachbarten Falten verbinden. Der freie Rand ist glatt, abgesehen von ganz langgestreckten, schwach bogenförmigen Einschnitten. Nicht unbeträchtliche Zwischenräume trennen die einzelnen Hauptfalten voneinander. Hier zeigt sich ein weiteres Relief, nämlich ein von ganz geringen, niedrigen Leisten gebildetes Netzwerk mit engen polygonalen Maschen. Dieses Netzwerk dehnt sich auch auf die Seitenflächen der longitudinalen Hauptfalten aus. Letztere werden nach hinten zu immer niedriger und verschwinden schließlich, während das schwache Maschenwerk erhalten bleibt. Auch im Rectum finde ich nur ein schwaches gleichmäßiges Netzwerk mit engen polygonalen Maschen.

Krebse, Würmer und kleine Fische bilden nach BREHM (1892, p. 40) die Beute des außerordentlich gefräßigen Fisches. Ich fand den Magen meines Exemplars gefüllt mit Massen kleiner Krebse und dazwischen auch die Wirbelsäule eines kleinen Fisches.

6. *Serranus scriba* (Serran écriture CUVIER 1835, p. 336).

Der mit 7 Appendices pyloricae versehene Darm ist nicht lang. Seine Schleimhaut zeigt in ganzer Ausdehnung ein Netz von Falten mit polygonalen Maschen.

Nähere Angaben über die Ernährung der Sägebarsche fehlen in den von mir benutzten Werken.

7. *Serranus hepatus* (Serran hépate CUVIER 1835, p. 336).

Die Zahl der Appendices pyloricae beträgt 5. Im übrigen sind die Verhältnisse dieselben wie bei *S. scriba*.

\*\*8. *Serranus cabrilla*. Gesamtlänge 198 mm, Herzspitze—After 61 mm.

Eine mäßig weite und ziemlich kurze Pars cardiaca setzt sich fort in einen kurzen kegelförmigen Magenblindsack, der bis etwa zur Mitte der Bauchhöhle reicht. Die Pars pylorica ist eng, kurz und liegt dicht vor der Pars cardiaca. In den Dünndarm münden



6 lange schlanke Appendices pyloricae. Der Darm ist nicht lang und besitzt mäßig kräftige Wandungen. Er besteht aus einem bis gegen das Ende der Bauchhöhle absteigenden Schenkel, einem von da aufsteigenden Schenkel, der bis zur Gegend des Pylorus reicht, und aus einem gerade zum After absteigenden Endstück, an welchem eine Grenze gegen den Enddarm äußerlich nicht hervortritt. Ein Stück aus dem mittleren Teil des Dünndarms, entsprechend dem unteren Ende des absteigenden Stückes, wurde in Formol ausgebreitet.

Die Innenfläche bietet ein feines Relief von netzförmig untereinander verbundenen, gleichförmig niedrigen Leisten, die ziemlich weite polygonale Maschenräume einschließen. Es liegen also offenbar dieselben Verhältnisse vor wie bei *S. scriba* und *hepatus*.

Der mit kräftigen muskulösen Wandungen versehene Magen war leer.

## II. Maenidae.

### 9. *Smaris vulgaris* (RATHKE 1837, p. 350).

Im Mittel- und Afterdarm fand sich „ein nur einfaches, jedoch weitmaschiges und unregelmäßiges, d. h. zum Teil mit offenen Maschen, zum Teil mit in die Maschen hineingehenden Ausläufern versehenes Netzwerk“. Nach dem After zu verschwinden allmählich die Querfalten, welche die Maschen des Netzes abschließen helfen, und schon im hinteren Teil des Mitteldarms gehen aus dem Netzwerk ziemlich gerade verlaufende Längsfalten hervor.

Die Gattung *Smaris* ist mit den fleischfressenden Percidae nahe verwandt und wird vielfach dieser Gruppe zugerechnet. Weitere Angaben über ihre Ernährung konnte ich nicht finden.

## III. Squamipinnes.

Die Schuppenflosser ernähren sich nach LEUNIS (1883, p. 667), GÜNTHER (1886, p. 279), BREHM (1892, p. 50) von kleinen wirbellosen Tieren, „die meisten wahrscheinlich von weichen Seetieren, also kleinen Quallen, Seerosen, Korallentierchen etc., während ihre Jagd da, wo die von ihnen beliebten Küsten bewaldet sind, hauptsächlich den Kerbtieren gilt“. Angeblich sollen manche Formen auch Algen fressen (BREHM).

### 10. *Pomacanthus* (*Pomacanthus* arqué CUVIER 1835, p. 351).

Der ziemlich lange, dünnwandige Darmkanal ist mit ca. 30 Appendices pyloricae ausgestattet und trägt auf seiner Innenfläche im Zickzack verlaufende Falten.

11. *Chaetodon ciliaris* (MECKEL 1829, p. 234).

Der länglich geformte Magen hat keinen Blindsack. Der Darmkanal ist lang und eng. In den Anfang des Dünndarms münden über 30 Appendices pyloricae. Die Schleimhaut bildet wellenförmige, teilweise zu einem Netz verbundene Längsfalten.

12. *Chaetodon arcuatus* (CUVIER 1810, p. 537).

Der mäßig lange Darmkanal ist mit ca. 30 Appendices pyloricae versehen, seine Wandungen sind dünn. Die Innenfläche erscheint in Zickzacklinien gefaltet.

13. *Chaetodon triostegus* (CUVIER 1810, p. 537).

Die Zahl der Appendices pyloricae beträgt 5. Im übrigen ist das Verhalten des Darmkanals dasselbe wie bei *Ch. arcuatus*. Nur in der Gegend des Afters ist die Innenfläche mit dichtstehenden Hervorragungen bedeckt.

14. *Chaetodon ephippium* (CUVIER 1835, p. 352).

5 Appendices pyloricae begleiten den dünnwandigen Darm, dessen Innenfläche zickzackförmige Falten, in der Nähe des Anus Rauigkeiten oder Papillen darbietet.

IV. *Mullidae*.15. *Mullus surmuletus* (CUVIER 1835, p. 340).

Die Innenfläche des anscheinend kurzen Darmkanals trägt am Anfang ein sehr feines, wenig markiertes Faltennetz, das weiterhin verschwindet. Es finden sich 22 Appendices pyloricae.

\*16. *Mullus barbatus* (Figur auf Taf. XVI).

RATHKE (1837, p. 350) fand auf der Schleimhaut des Mitteldarms ein ganz einfaches, sehr regelmäßiges und äußerst zierliches Netz von Falten mit ganz engen Maschen. Im Afterdarm ist das Faltennetz weitmaschiger und weniger regelmäßig.

Das von mir untersuchte Tier hat eine Gesamtlänge von 215 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 68 mm. Der Magen stellt einen weiten ansehnlichen Blindsack dar, dessen Ende bis in das letzte Drittel der Leibeshöhle nach hinten reicht. Kranialwärts setzt er sich fort in eine weite kurze Pars cardiaca und eine dicht daneben gelegene, ebenfalls sehr weite und kurze Pars pylorica. Jenseits des Pylorus finden sich Appendices pyloricae in größerer Zahl. Der Dünndarm besteht aus einem fast bis zum Ende der Bauchhöhle absteigenden und einem wieder bis

zur Pylorusgegend zurückkehrenden Schenkel und setzt sich, von da nach hinten umbiegend, direkt zum After fort. Seine Wandungen sind von mittlerer Dicke. Eine Abgrenzung des Enddarms war äußerlich nicht wahrzunehmen. Ein Stück aus dem Beginn des Dünndarms sowie aus dem ersten absteigenden Schenkel des Darmes wurde in Formalin ausgebreitet. Es zeigt ein sehr feines, flaches Netz von Falten mit sehr regelmäßigem Aussehen. Die polygonalen Maschen des Netzes sind klein.

Als Nahrung der Seebarben dienen kleine Wassertiere (LEUNIS 1883, p. 669), und zwar anscheinend verschiedene Weichtiere und weiche Krebse (BREHM 1892, p. 54). Ich fand den sehr ausgedehnten Magen gefüllt mit ganz weichen Crustaceen, daneben fanden sich aber auch härtere Schalenpartieen, die offenbar einer Erweichung durch den Magensaft unterlagen.

#### V a. Sparidae, Sarginae.

Die meisten Sparidae sind Fleischfresser, einige aber Pflanzenfresser (LEUNIS 1883, p. 670).

##### 17. *Sargus annularis*.

Im Mitteldarm besteht ein einfaches Netzwerk von Falten wie bei *Smaris vulgaris* (No. 9). Der Afterdarm ist ausgezeichnet durch ganz selbständige, nicht auf Falten aufsitzende, „dreieckige, breite, meistens zugespitzte, dicke und dicht gedrängte zottenartige Vorsprünge —, von denen einige mit ihrer breiten Basis nach der Länge, andere nach der Quere des Darmes gestellt sind“ (RATHKE 1837, p. 351). EDINGER (1877, p. 682) vermutet, daß diese ansehnlichen Zotten durch tiefgehende Spaltung von Schleimhautfalten, die Krypten umschließen, entstanden sind.

Ueber die Ernährung der Sargusarten macht nur GÜNTHER (1886, p. 285) die Angabe, daß sie offenbar von hartschaligen Tieren leben.

##### 18. *Charax puntazzo* (*Puntazzo commun* CUVIER 1835, p. 348).

Der mäßig lange, weite, mit 7 Appendices pyloricae ausgestattete Darm ist mit feinen Papillen besetzt. Nur im Enddarm finden sich größere Formen.

Ueber die Lebensweise dieses Fisches konnte ich in den herangezogenen Sammelwerken keine Auskunft erlangen.



## V b. Sparidae, Pagrinae.

Die Pagrinae ernähren sich von hartschaligen Tieren, Weichtieren und Krustentieren (GÜNTHER 1886, p. 285).

19. *Pagellus bogaraveo* (PILLIET 1885, p. 303).

Die Darmschleimhaut bildet zahlreiche Falten, die eigentlich weder Zotten noch Schlauchdrüsen darstellen, sondern an den Darm eines höheren Wirbeltierfoetus erinnern, zur Zeit, wo seine Oberfläche sich mit Vorsprüngen zu bedecken anfängt.

20. *Pagellus centrodontus* (Pagel à dents aiguës? CUVIER 1835, p. 349).

Auf der Innenfläche des mit 4 großen und langen Appendices pyloricae versehenen Dünndarms besteht ein sehr feines Netz, im Enddarm flottierende Papillen.

Nach BREHM (1892, p. 58) beschränkt sich die Nahrung des *P. centrodontus* nicht auf tierische Stoffe, sondern dieser Fisch verschlingt auch grünes Seegras, das er mit seinem eigentümlichen Gebiß leicht abreißen kann.

21. *Pagrus (Sparus) spinifer* (CUVIER 1810, p. 539; 1835, p. 348).

Der der Appendices pyloricae entbehrende Darmkanal besitzt sehr dünne Wandungen. Seine Innenfläche ist glatt, ohne Zotten.

22. *Lethrinus bungus* (CUVIER 1835, p. 349).

In den Anfang des Dünndarms münden 3 Appendices pyloricae. Seine Wandungen sind sehr zart. Die Schleimhaut bildet kein Relief von Falten oder Zotten.

\*\*23. *Chrysophrys aurata*. Gesamtlänge 395 mm, Herzspitze—After 105 mm (Figur auf Taf. XVI).

Der Magen erscheint als ein etwas gebogener, ziemlich weiter Schlauch, der sich nach dem Pylorus zu etwas verengt und eine große und kleine Kurvatur unterscheiden läßt. Von der ersteren erstreckt sich ein kurzer und ziemlich enger Blindsack kaudalwärts. Der Dünndarm ist an seinem Anfang mit 4 ziemlich weiten und langen Appendices pyloricae versehen. Der Darm zeigt äußerlich keine Sonderung in Dünndarm und Dickdarm. Er ist von mittlerer Länge und weit und besitzt ganz kräftige muskulöse Wandungen. Ein gerade vom Pylorus absteigender Schenkel reicht bis in das letzte Drittel der Bauchhöhle. Es folgt ein gerade aufsteigender Schenkel, der bis zur Gegend des Pylorus reicht und sich in das Endstück des Darmes fortsetzt, das mit einigen kurzen

Windungen nach hinten zum After geht. Einige Stücke aus verschiedenen Teilen des Darmes wurden in Formol aufgespannt.

Überall bilden Schleimhautfalten ein Netz mit polygonalen Maschen. Am Anfang sind die Falten sehr hoch, am Rande krausenartig gefaltet und mit Einschnitten versehen, so daß kurze, meist plumpe Papillen entstehen. Die Maschenräume sind hier entsprechend tief und enthalten wieder niedrigere Fältchen. Die Hauptfalten lassen eine Anordnung in der Längsrichtung erkennen. Nach hinten zu werden die Falten niedriger, die Einschnitte und die Kräuselung des Randes verschwinden. Es besteht ein Netz mit immer flacher werdenden Grübchen von rundlich-polygonaler Begrenzung, in deren Grunde wieder kleine Fältchen sichtbar sind. Eine Längsrichtung von Falten ist bald nicht mehr wahrnehmbar, und die netzförmige Zeichnung erscheint gleichmäßig über die ganze Oberfläche verbreitet.

Als Nahrung dienen der Dorade namentlich Muscheln, deren Schalen das Tier mit seinen Zähnen zerbricht (GÜNTHER 1886, p. 287). BREHM (1896, p. 57) beobachtete, daß die Stückchen der Schale nach dem Zertrümmern durch einen einzigen Biß rasch ausgeschieden werden. Offenbar werden Miesmuscheln bevorzugt, aber auch andere wirbellose Tiere, z. B. Würmer, angenommen. Bei dem mir vorliegenden Tier erschien der Magen leer, der reichliche, weiche, klebrige Darminhalt nicht weiter bestimmbar.

#### V c. Sparidae, Cantharinae.

Die Cantharinae sind teils Pflanzenfresser, teils Fleischfresser (GÜNTHER 1886, p. 285).

\*\*24. *Box salpa*. Gesamtlänge 366 mm, Herzspitze—After 135 mm (2 Figuren auf Taf. XVI).

Der Magen beginnt mit einer weiten, schlauchförmigen Pars cardiaca, die gerade nach abwärts zieht und dabei stark an Umfang abnimmt. Sie setzt sich fort in einen kurzen, schlanken Blindsack, der bis an den Anfang des letzten Drittels der Bauchhöhle kaudalwärts reicht. Ungefähr entsprechend der Mitte der Bauchhöhle entspringt aus dem Magenschlauch die spitzwinklig kranialwärts sich erstreckende Pars pylorica. Diese hat etwa denselben Umfang wie das Ende der Pars cardiaca und setzt sich unterhalb des Herzens in den kaudalwärts umbiegenden Dünndarm fort. In dessen Anfang münden 4 ziemlich lange und weite Appendices pyloricae. Sein Durchmesser ist ganz beträchtlich größer als der

des Magens und nimmt gegen den After zu bald ab. Im ganzen bleibt aber der Darmkanal ziemlich weit. Seine Wandungen sind ziemlich kräftig, seine Länge beträchtlich und die Windungen zahlreich. Eine kleine blindsackartige Erweiterung deutet die Grenze zwischen Dünndarm und Enddarm an. Abschnitte aus verschiedenen Partien des Darmkanals wurden in Formol aufgespannt.

Die Schleimhautoberfläche zeigt eine Längsfaltung, die sich durch den ganzen Dünndarm erstreckt. Am Anfang sind die Falten sehr hoch und am Rande mit Einschnitten versehen, so daß sie fein gezähnt erscheinen. (Dies kommt auf der Figur nicht deutlich zum Ausdruck.) Stellenweise sind sie auch krausenartig gefaltet. Spitzwinklig abgehende Seitenäste setzen die Hauptfalten untereinander in Verbindung. In den Furchen zwischen ihnen bilden kleinere glatte Fältchen ein Netzwerk mit engeren polygonalen Maschen. Gegen das Ende zu werden die Hauptfalten immer niedriger, ihre Ränder glatt und der Unterschied gegen das feinere Faltennetz immer geringer.

In beiden Magenabschnitten fand ich nur wenig ganz weichen, breiartigen, formlosen Inhalt, im Darm grüne, offenbar pflanzliche Nahrungsreste.

**\*\*25a. Box boops I.** Gesamtlänge 237 mm, Herzspitze bis After 70 mm.

Der Magen bildet eine weit kaudalwärts, bis nahe zum After reichende Schlinge des Darmkanals. Die Pars cardiaca ist ein gerade nach hinten ziehender Schlauch, der, anfangs ziemlich weit, allmählich sich verengert. An der Uebergangsstelle in die Pars pylorica findet sich ein kleiner kegelförmiger, zugespitzter Blindsack, der von den beiden anderen Magenabschnitten sich nicht scharf absetzt. Die Pars pylorica ist mäßig weit und zieht wieder gerade kranialwärts bis nahe zur Herzspitze. Hier setzt sie sich fort in den recht dünnwandigen, nicht sehr weiten, langen und vielfach gewundenen Dünndarm. In dessen Anfang münden anscheinend 4 Appendices pyloricae von verschiedener Länge. Eine blindsackartige Erweiterung, die die Grenze zwischen Mitteldarm und Enddarm andeutete, konnte ich an meinem Präparat nicht wahrnehmen. Mehrere Stücke aus dem Anfangsteil, Mitte und Ende des Darmes wurden in Formol aufgespannt.

Ganz am Anfang des Dünndarms bildet die Schleimhaut einige relativ hohe Falten, die etwas unregelmäßig in der Längs- und



in der Querrichtung verlaufen. Einzelne Faltenabschnitte erscheinen den anderen gegenüber ziemlich selbständig und nicht als direkte Fortsetzung. Der freie Rand dieser Falten zeigt geringe Einschnitte und erscheint dadurch wie mit kleinen kegelförmigen, am Ende abgerundeten Papillen besetzt. Die großen Falten sind verästelt und stehen teilweise direkt durch die Seitenäste miteinander in Verbindung. Teilweise auch werden die Seitenäste, indem sie sich weiter teilen, immer niedriger und bilden schließlich ein ganz schwaches Netzwerk mit sehr feinen, mäßig engen, rundlich-polygonalen Maschen, das den Raum zwischen den Hauptfalten einnimmt. Letztere werden nach hinten immer niedriger und einfacher und erscheinen ausgeprägt longitudinal. Endlich sind sie nicht mehr als eine besondere Bildung zu unterscheiden, und es besteht nur noch ein gleichmäßiges Faltennetz mit ziemlich kleinen polygonalen Maschen. Dieses bleibt bis zum Ende des Dünndarms erhalten. Im Rectum erscheinen wieder etwas stärkere Längsfalten und in deren Zwischenräumen ein weitmaschiges Netz mit ganz niedrigen Falten.

**\*\*25b.** *Box boops* II. Gesamtlänge 158 mm, Herzspitze bis After 52 mm (Figur auf Taf. XVI).

Der Magen zeigt durchaus dieselben Verhältnisse wie bei dem eben geschilderten Tier. Die Zahl der Appendices pyloricae läßt sich mit Sicherheit auf 7 feststellen. Der Dünndarm ist anfangs weit und wird allmählich enger. Seine Wandungen sind zart und nehmen gegen den After immer mehr an Festigkeit ab. Die Länge des gesamten mehrfach gewundenen Darmes vom Pylorus bis zum After beträgt ca. 300 mm. Eine deutliche Grenze zwischen Mitteldarm und Enddarm konnte ich auch hier nicht nachweisen. Stücke aus den mittleren und Anfangspartieen des Dünndarms sowie aus dem Enddarm wurden in Formalin ausgebreitet.

Das Schleimhautrelief besteht hier aus zierlichen, einfachen, niedrigen Falten, die mehr oder weniger deutlich in der Längsrichtung verlaufen und, indem sie quergerichtete Seitenäste abgeben, ein nicht überall geschlossenes Netzwerk bilden, dessen Maschen polygonal und mäßig eng sind. Gegen den After werden die Falten immer niedriger und im Enddarm wieder anscheinlicher, zum Teil sogar am freien Rande etwas gekräuselt.

*Box (Sparus) boops* ist nach den Beobachtungen von RUDOLPHI (1828, p. 202) der einzige Fisch, der bloß von Vegetabilien zu leben scheint. Er fand in seinem beträchtlich langen Darm wenigstens nur Tange (*Fuci*) und Seegras (*Zostera*). Auch

nach BREHM (1896, p. 55) sind die Arten der Gattung *Box* echte Pflanzenfresser, deren zum Abweiden von Seepflanzen geeignetes Gebiß, der lange Darmschlauch und der kleine Magen mit wenig Anhängseln mit dieser Ernährungsweise im Einklang stehen.

#### VI. Berycidae.

26. *Holocentrus* (*Holocentrum*?) sogo (CUVIER 1810, p. 538).

Der mäßig lange Darmkanal besitzt dünne Wandungen und eine glatte Innenfläche.

Angaben über die Ernährung sind mir nicht zugänglich.

#### VII. Sciaenidae.

27. *Pristipoma* (CUVIER 1835, p. 346).

Es finden sich bei *Pristipome* de Roger und Pr. Simméné je 5, bei Pr. nono 4, bei Pr. Rodo 7 Appendices pyloricae. Bei allen ist der Darm kurz, seine Innenfläche sammetartig durch zahlreiche Papillen.

28. *Lobotes* (*Lobote dormeur* CUVIER 1835, p. 346).

Der Darmkanal ist nicht lang. Es bestehen 3 Appendices pyloricae. Die Schleimhaut bildet überall ziemlich grobe Falten.

Die beiden Gattungen *Pristipoma* und *Lobotes* stellt GÜNTHER (1886, p. 271) zu den fleischfressenden Percidae. Andere Angaben über die Ernährung dieser Formen fehlen.

29. *Umbrina cirrhosa* (*Ombrine commune* CUVIER 1835, p. 346).

In den Anfang des Dünndarms münden 10 Appendices pyloricae. Seine Wandungen sind zart. Die Schleimhaut bildet unregelmäßige, zickzackförmige Längsfalten, die sich in Abständen zur Umschließung von grubchenartigen Vertiefungen untereinander verbinden. Muskulösere Wandungen besitzt der Dickdarm. Die Faltenbildungen sind hier unregelmäßiger.

Als Nahrung dienen kleine Fische und Weichtiere, Würmer und angeblich auch Seegras (BREHM 1876, p. 73).

30. *Sciaena* (CUVIER 1810, p. 536).

An dem kurzen Darmkanal sind meist kleine Appendices pyloricae in geringer Zahl vorhanden. Die Schleimhaut bildet wie bei *Perca* zahlreiche, vorwiegend longitudinal verlaufende Falten mit wellenförmigen Rändern. Am Anfang des Dünndarms bilden

die Falten ein Netz mit polygonalen Maschen. Im Mastdarm werden sie ersetzt durch quere, im Zickzack verlaufende Falten.

Aus den Angaben von BREHM (1896, p. 75) ist nur zu entnehmen, daß *Sciaena aquila* anscheinend auf Sardellen Jagd macht.

### 31. *Corvina nigra* (RATHKE 1837, p. 349).

Auf der Innenfläche des Mitteldarms und teilweise auch des Afterdarms bestehen gröbere, am Rande gekräuselte und vielfach ausgeschnittene, hier und da auch unter spitzen Winkeln ineinander übergehende Längsfalten.

Nach BREHM (1896, p. 76) besteht die Nahrung des Meer-  
raben aus kleinen Krebstieren und Tangen.

## VIII. Scombridae.

Die Scombridae sind nach BREHM (1892, p. 103) und SCHMIEDEKNECHT (1906, p. 332) alle große Räuber. Ihre Beute sind kleinere Fische. Sie verfolgen namentlich die Scharen der jungen und erwachsenen Clupeoiden, so z. B. die Brut der Sardinen und Sprotten (GÜNTHER 1886, p. 323).

### \*32. *Scomber scomber*.

In den Anfang des kurzen Dünndarms münden nach CUVIER (1810, p. 535) bisweilen zahlreiche, nach MECKEL (1829, p. 241) etwa 12 Appendices pyloricae. Er ist fleischig und nicht sehr weit. Seine Innenfläche zeigt nach CUVIER (1835, p. 354) in der Gegend der Appendices unregelmäßige Maschen und ist weiterhin fast glatt mit einem sehr fein sammetartigen Aussehen. MECKEL fand am Anfang schwache longitudinale Schleimhautfalten, die allmählich abnehmen, so daß etwa von der Mitte an die Oberfläche glatt erscheint. Im Endstück des Darmes werden die Falten wieder ansehnlicher und sind hier zugleich etwas gezackt. Nach CUVIER verlaufen die Falten im Dickdarm im Zickzack. PILLIET (1885, p. 302) gibt an, daß der Darm vom Anfang bis zum Ende von langen flottierenden Falten durchzogen wird, die kaum wellig erscheinen.

Das von mir untersuchte Exemplar besitzt eine Gesamtlänge von 365 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 134 mm. Der Magen beginnt mit einer langen, relativ engen, gleichmäßig röhrenförmigen Pars cardiaca, die spitzwinklig umbiegt in eine nach oben ziehende, ebenfalls ziemlich lange, muskulöse Pars pylorica von mittlerer Weite. Beide Magenabschnitte sind kaudalwärts fortgesetzt in einen sehr ansehnlichen schlanken Magenblindsack, der sich bis auf 25 mm dem After nähert. Der Dünn-



darm ist am Beginn mit sehr zahlreichen Appendices pyloricae ausgestattet. Seine Wandungen sind sehr dünn, das Lumen ziemlich eng. Der Darm bildet zwei kurze Windungen, ist im ganzen von geringer Länge. Er setzt sich ohne äußerlich wahrnehmbare Grenze in den in gerader Richtung zum After ziehenden Enddarm fort. Stücke aus dem Anfang, Mitte und Ende des Dünndarms sowie aus dem Enddarm wurden in Formol ausgebreitet.

Die Innenfläche der Darmschleimhaut zeigt uns am Anfang ein Netz von ziemlich niedrigen, im ganzen gleichartigen Schleimhautfalten mit engen polygonalen Maschen und Grübchen von geringer Tiefe. Gegen das Ende des Mitteldarms hin werden die Falten nicht wesentlich schwächer, lassen aber undeutlich eine Längsrichtung erkennen. Im Enddarm werden die Falten stärker und nehmen nahe dem After eine relativ ansehnliche Höhe an. Sie stehen hier dicht nebeneinander, sind deutlich longitudinal angeordnet und an ihrem freien Rand krausenförmig gefaltet und mit langgestreckten bogenförmigen Einschnitten versehen. Kleine Seitenäste setzen die benachbarten Längsfalten miteinander in Berührung und schließen ziemlich tiefe Grübchen mehr oder weniger vollständig ab, so daß auch hier im Enddarm der Charakter des Netzwerks im ganzen gewahrt bleibt.

Die Hauptnahrung der Makrelen scheint nach BREHM (1892, p. 106) aus der Brut anderer Fische zu bestehen. Sie sind äußerst gefräßig und wachsen dementsprechend ungemein rasch.

### \*33. *Zeus faber* (Figur auf Taf. XVI).

MECKEL (1829, p. 239) beschreibt den Magen als kurz, rundlich und stark fleischig. Es finden sich etwa 80 Appendices, die sich zu einigen kurzen Stämmen vereinigen und mit 8 weiten Mündungen in den Darm öffnen. Ueber den kurzen Darmkanal sagt er folgendes: „Die ganze innere Oberfläche ist mit Zellen, in denen die Längenfalten die größeren Abteilungen bilden, besetzt. Sie sind im Dickdarm plötzlich ohne Vergleich größer als im Dünndarm und ich fand nie, daß sie gegen den Anfang des ersten allmählich schwächer wurden.“ Im Gegensatz dazu hatte CUVIER (1810, p. 537) angegeben, daß die Darmschleimhaut eine Menge kleiner, gefäßähnlich verästelter Falten bildet, die gegen den Mastdarm zu abnehmen. Diese Darstellung wird auch später nicht modifiziert (1835, p. 357).

Das von mir untersuchte Exemplar mißt im ganzen 470 mm, von der Herzspitze bis zum After 100 mm. Eine ziemlich lange,

mäßig weite, schlauchförmige Pars cardiaca führt in den sehr ansehnlichen, platt-rundlichen Magenblindsack, der fast bis zum Ende der Bauchhöhle sich ausdehnt. Aus dessen kranialem Rand entspringt, dicht neben der Einmündung der Pars cardiaca, die kurze, anfangs ziemliche weite, rasch stark verengte Pars pylorica, die sich etwas kranialwärts erstreckt und dann in einem Bogen in den Darm sich fortsetzt. Dieser ist kurz, mäßig weit und mit ziemlich kräftigen Wandungen versehen. Die dicht hinter dem Pylorus gelegene Darmstrecke ist von einem Kranz zahlreicher Appendices pyloricae umgeben. Eine deutliche Grenze zwischen Dickdarm und Dünndarm bildet eine plötzliche starke Zunahme des Lumen, wodurch eine Art kleiner Blindsack entsteht. Stücke aus verschiedenen Stellen von Dünndarm und Dickdarm wurden in Formol aufgespannt. Die Schleimhautoberfläche zeigt ein Netzwerk ziemlich ansehnlicher Schleimhautfalten, die vorwiegend in der Längsrichtung des Darmes ziehen und mit ihren seitlichen Aesten untereinander verbunden rautenförmige Felder umschließen. Letztere werden von kleineren und kleinsten Schleimhautfalten durchzogen, die ebenfalls untereinander in Verbindung stehen und ein Netzwerk mit engen polygonalen Maschen darstellen. Die Höhe der Hauptfalten nimmt gegen den Enddarm doch wohl etwas ab, im übrigen bleibt der Befund unverändert. Im Rectum aber werden die Hauptlängsfalten viel höher, ihr freier Rand ist nicht mehr glatt wie vorher, sondern etwas krausenartig und auch mit kleinen Einschnitten versehen. Gleichzeitig persistiert das feinere Maschenwerk.

Die beliebteste Nahrung des Heringskönigs ist nach BREHM (1892, p. 97) neben kleinen oder jungen Fischen und Krustern der gewöhnliche Tintenfisch. Nach LEUNIS (1883, p. 684) stellt er den Heringen nach. In dem Magen des von mir untersuchten Tieres fand ich einen stark zusammengekrümmten, ca. 15 cm langen, noch ziemlich frischen Fisch, vielleicht *Box boops*, im Darmkanal reichlich weichen, breiartigen Inhalt ohne festere Bestandteile.

#### 34. *Brama Rayi* (MECKEL 1829, p. 233).

Auf einen kurzen, rundlichen, dickfleischigen Magen folgt ein dickhäutiger Darm von geringer Länge mit 4—5 Appendices pyloricae. „Die innere Fläche des Dünndarms ist anfänglich in einer kurzen Strecke mit starken, unter spitzen Winkeln zu großen rautenförmigen Zellen zusammenfließenden Längenfalten besetzt. Ein bei weitem größerer hinterer Teil ist ganz platt. Das weite Endstück wird durch eine Klappe getrennt und enthält dicht

stehende Zotten, die weit länger als die Längenfalten im Anfange des Dünndarms sind.“

Nähere Angaben über die Ernährung dieses Fisches waren mir nicht zugänglich.

35. *Stromateus fiatola* (*Fiatola mediterranea* MECKEL 1829, p. 231).

Auf einen sehr großen weiten, dünnhäutigen Magen folgt ein sehr weiter, langer und ebenfalls sehr dünnwandiger Darm mit ca. 12 verästelten Appendices pyloricae. Seine Innenfläche ist mit geschlängelten Längsfalten versehen.

Angaben über die Ernährung konnte ich nicht finden.

36. *Xiphias gladius*.

Nach der Schilderung von MECKEL (1829, p. 235) wird der Magen durch einen ziemlich dickfleischigen, länglich-runden Sack dargestellt. Der mäßig lange und weite Darm bildet viele kurze Windungen. „Die innere Fläche ist überall durch dicht stehende, dünne Querfalten ungleich, die von vorn, wo sie sehr ansehnlich sind, nach hinten bedeutend an Größe abnehmen, sich aber überall in eine Menge dicht stehender, schmaler, zugespitzter Blättchen spalten. Diese stellen besonders in der hinteren Gegend wegen ihrer Schmalheit und spitzen Gestalt, sowie der Niedrigkeit der Querfalten durchaus Zotten dar.“ Diese Schilderung steht im Gegensatz zu der von RUDOLPHI (1802, p. 79) zitierten Angabe WALBAUMS, daß beim Schwertfisch keine Zotten auf der inneren Oberfläche des Darmkanals vorkommen, diese vielmehr einen ähnlichen Bau zu besitzen scheint, wie beim Wels und Aal. CUVIER (1835, p. 356) bezeichnet die Schleimhautoberfläche als sammetartig. Den Anfang des Darmes umgeben verästelte Appendices pyloricae, die mit 2 Oeffnungen neben dem Pylorus münden.

Die Nahrung des Schwertfisches bilden vorwiegend Fische und daneben auch mancherlei Tintenfische (BREHM 1892, p. 79).

37. *Echeneis naucrates* (MECKEL 1829, p. 262).

Es findet sich ein langer, zugespitzter, fleischiger Magenblindsack. 8 sehr kurze Appendices pyloricae begleiten den Anfang des ziemlich weiten und dickhäutigen Darmes, der eine ansehnliche Länge besitzt. Seine Innenfläche ist „mit einer zahllosen Menge länglicher, zugespitzter Zotten besetzt, die selbst verhältnismäßig größer als bei *Mugil* sind und in dicht aneinander liegenden Längsreihen stehen. Sie fehlen nicht nur nicht im Dickdarm, sondern sind hier selbst größer als im vorderen Teile.“



In dem Magen von *Echeneis* wurden Kruster und kleine Muscheln gefunden. Sie scheinen aber auch gelegentlich Fische zu erbeuten (BREHM 1892, p. 118).

### 38. *Echeneis remora*.

Der Cardialteil des Magens ist nach MECKEL (1829, p. 263) bedeutend, der Magenblindsack kürzer, der Pylorusteil länger als bei *E. naucrates*. Die Appendices pyloricae sind länger und zahlreicher. MECKEL fand deren 20, die sich zu 4 Stämmen vereinigen, während CUVIER (1835, p. 387) ihre Zahl auf 6 angibt. Ueber die Beschaffenheit der Schleimhaut des sehr kurzen, mit mäßig dicken Wandungen versehenen Darmes gehen die Angaben sehr auseinander. Nach einer älteren Schilderung von CUVIER (1810, p. 533) ist die Oberfläche im Dünndarm mit dicht stehenden Runzeln bedeckt, im Mastdarm einförmig gestaltet. MECKEL dagegen sagt: „Der Dünndarm hat niedrige Längenfalten und außerdem feine Zellen, keine Spur von Zotten, der Dickdarm bloß starke Längsrunzeln.“ Später (1835) fand CUVIER die Oberfläche überall glatt.

## IX. Trachinidae.

LEUNIS (1883, p. 685) und GÜNTHER (1886, p. 327) bezeichnen die Trachinidae als Fleischfresser.

### \*39. *Uranoscopus scaber*.

Die vorliegenden Angaben sind ziemlich widersprechend. CUVIER (1810, p. 531) fand in den ersten Windungen des dünnwandigen Darmes niedliche, der Länge nach im Zickzack verlaufende Falten. Später verschwinden sie, und im Endstück des Darmkanals treten wieder parallele Längsfalten auf, die mit kleinen seitlichen Runzeln abwechseln. Dagegen beschreibt RATHKE (1837, p. 350) im Mitteldarm ein doppeltes Netzwerk, „d. h. ein solches, welches aus größeren Maschen besteht, in denen einige kleinere und aus niedrigeren Falten bestehende Maschen eingeschlossen sind“. Im Afterdarm sei das Netzwerk weitmaschiger und weniger regelmäßig.

Ich selbst untersuchte 3 Individuen von verschiedener Größe.

\*39a. Gesamtlänge 288 mm, Herzspitze—After 85 mm (Figur auf Taf. XVI).

Der Magen besteht aus einer weiten, ziemlich kurzen Pars cardiaca, einem enormen Blindsack, der als der wesentliche Inhalt der Bauchhöhle erscheint und fast bis zu deren Ende sich aus-

dehnt. Eine ganz kurze, enge Pars pylorica entspringt aus dem kranialen Rande des Magenblindsackes dicht neben der Einmündung des Cardialteils. Der Darm bildet einen verhältnismäßig sehr engen Schlauch, in dessen Anfang in einer Längsreihe 11 ansehnliche schlanke Appendices pyloricae einmünden. Der Darm ist ziemlich lang. Er bildet unter mehrfachen kleinen Windungen einen zum Ende der Bauchhöhle absteigenden, dann einen bis zur Pylorusgegend wieder aufsteigenden und endlich einen nach hinten zum After gehenden Schenkel. Eine Sonderung in Dünndarm und Dickdarm ist äußerlich angedeutet durch eine Einschnürung, hinter welcher das Lumen gegen den After etwas an Umfang zunimmt. Die Darmwandungen sind ziemlich kräftig, ganz besonders im Endabschnitt. Stücke aus verschiedenen Teilen des Darmes, Anfang, Mitte und Ende des Dünndarms, sowie aus dem Enddarm wurden in Formol ausgebreitet.

Die Falten der Schleimhaut sind sehr niedrig, auch bereits am Anfang des Darmes. Sie bilden ein Netz mit unregelmäßigen polygonalen Maschen, welche wieder ein Netzwerk ganz feiner Fältchen einschließen. Im mittleren Teil des Darmes weisen die stärkeren Falten eine sehr undeutliche Längsanordnung auf, die später verschwindet und in ein ganz gleichmäßiges feines Netz mit engen Maschenräumen übergeht. Im Enddarm sieht man einige zarte, gerade verlaufende Längsfalten und zwischen diesen ein ganz niedriges, enges Faltennetz.

\*39b. Gesamtlänge 250 mm, Herzspitze—After 84 mm.

Der Bauch erscheint enorm aufgetrieben durch den relativ sehr großen Magenblindsack, der fast die ganze Bauchhöhle ausfüllt. Die Befunde sind fast dieselben wie bei dem zuerst beschriebenen Exemplar. Ich fand hier 12 ziemlich lange und schlanke Appendices pyloricae. Der Dünndarm ist im Vergleich zum Magen sehr eng. Er besteht aus einem absteigenden, einem aufsteigenden und endlich wieder einem zum After absteigenden Schenkel. Alle bilden kleine Windungen. Der erste absteigende Schenkel ist etwas weiter als die übrigen ganz engen Teile. Kurz vor dem After erweitert sich der Darm ziemlich plötzlich ganz beträchtlich. Dieser letzte Abschnitt stellt anscheinend den Enddarm dar. Ein Stück aus dem Beginn des aufsteigenden Schenkels, etwa der Mitte des Dünndarms entsprechend, wurde in Formol aufgespannt.

Das Relief besteht hier wie bei dem ersten Exemplar aus einem Netzwerk niedriger Falten, die nur undeutlich longitudinal angeordnet sind. In den unregelmäßigen, polygonalen, ziemlich

engen Maschenräumen findet sich ein zweites, ganz enges Netz sehr feiner Fältchen.

\*39c. Gesamtlänge 210 mm, Herzspitze—After 60 mm.

Der Magen ist von geringerem Umfang als bei dem Exemplar 39b. Die Zahl der Appendices pyloricae beträgt 11. An dem Dünndarm bestehen etwas stärkere Windungen, so daß die einzelnen Schenkel nicht so deutlich zu erkennen sind. Im übrigen ist die Anordnung des Darmkanals dieselbe wie bei den beiden anderen Exemplaren. Ein Stück etwa aus der Mitte des Dünndarms wurde in Formol ausgebreitet.

Die Oberfläche der Schleimhaut zeigt hier ziemlich deutlich längsverlaufende ganz niedrige Falten, die durch Seitenäste in Verbindung stehen und so ein Netzwerk bilden, in dessen engen Maschenräumen nur hier und da ein zweites, sehr enges Netz von ganz feinen Fältchen sichtbar wird.

Die Nahrung dieses Fisches besteht aus kleineren Fischen, wie meine Befunde deutlich erkennen lassen. Aus der Mundöffnung des Exemplars 39b hängt ein halb verschlungener kleinerer Fisch mit der hinteren Körperhälfte heraus. Aus dem durch einen Längsschnitt auf der Vorderfläche eröffneten Magen entnahm ich einen walnußgroßen abgerundeten Kieselstein, schon stark verdaute Reste von 2 kleineren Fischen, anscheinend *Brachiochirus pellucidus*, 2 etwas größere Fische, die sich noch ziemlich sicher als *Engraulis encrasicolus* erkennen lassen und 3 ganz frische *Sargus annularis* von 110 resp. 102 resp. 90 mm Gesamtlänge und 44 resp. 40 resp. 40 mm größter Höhe exkl. Rückenflosse, woraus die außerordentliche Gefräßigkeit dieser Tiere erhellt. Bei den beiden anderen Exemplaren enthielt der Magen nur relativ geringe, weiche, nicht näher kenntliche Nahrungsmengen. Im Darm fand sich überall etwas weicher, zäher, ungeformter Brei.

\*40. *Trachinus draco* (2 Figuren auf Taf. XVI).

Am Anfang des Mitteldarms fand RATIKKE (1837, p. 350) ein Netzwerk von Falten. Allmählich verschwinden nach hinten zu die quergehenden Verbindungsfalten, und die hintere Hälfte des Mitteldarms wird von mehr oder weniger zickzackförmig verlaufenden Längsfalten durchzogen. Im Afterdarm tritt wieder ein doppeltes Netzwerk auf, ähnlich dem im Mitteldarm von *Urano-scopus*.

Das von mir untersuchte Exemplar hat eine Gesamtlänge von 220 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 21 mm. Eine



ziemlich weite Pars cardiaca geht in einen rundlichen, umfangreichen Magenblindsack über. Dieser setzt sich durch eine kurze, der Pars cardiaca nahe benachbarte Pars pylorica in den Darm fort. Es finden sich mehrere, anscheinend 5—6 ziemlich lange, schlanke Appendices pyloricae. Der Darm ist von mittlerer Länge und bildet mehrere kleine Windungen. Die Aftermündung liegt kranialwärts vom hinteren Ende der Bauchhöhle. Die Windungen des Darmes sind recht dünn, das Lumen ist anfangs ziemlich weit und wird allmählich enger. Eine Grenze zwischen Dünndarm und Dickdarm konnte ich äußerlich nicht wahrnehmen. Sie wird im Innern durch eine Schleimhautfalte deutlich gekennzeichnet. Stücke aus verschiedenen Partien des Darmes wurden in Formol aufgespannt.

Das Relief auf der Oberfläche der Darmschleimhaut fand ich ganz ähnlich, wie es RATIKKE beschrieben. Ganz am Anfang des Dünndarms besteht ein doppeltes Faltennetz. Im ganzen schwache und niedrige Falten bilden ein grobes Netz mit ziemlich weiten, polygonalen Maschen, und in diesen findet sich ein zweites, sehr engmaschiges Netz von ganz feinen Fältchen. Nach hinten zu verschwinden die beiden Faltennetze allmählich, und es bleiben nur noch niedrige, nahezu gerade in der Längsrichtung des Darmes verlaufende Falten mit zahlreichen schwachen Seitenästchen übrig, die aber die benachbarten Längsfalten gewöhnlich nicht erreichen. Erst im letzten Teil des Enddarms, nahe dem After, tritt wieder ein schwaches Netzwerk auf, das ich aber nicht deutlich als ein doppeltes zu erkennen vermochte.

Die Nahrung des Petermännchens bilden nach BREHM (1892, p. 121) vorzugsweise Garneelen, vielleicht auch kleine Fische.

## X. Batrachidae.

### 41. *Batrachus tau*.

MECKEL (1829, p. 243) schildert den Magen etwas weniger fleischig, den Cardialteil weit größer und den Blindsack viel kleiner als bei *Lophius piscatorius*. Appendices pyloricae fehlen. Die innere Darmfläche trägt einfache Längsfalten. Nach CUVIER (1835, p. 362) unterscheiden sich die Befunde am Darmkanal der Batrachidae (*batracoïdes*) durch das Fehlen der Appendices pyloricae von *Lophius piscatorius*.

### 42. *Batrachus grunniens* (MECKEL 1829, p. 243).

Verhält sich ebenso wie *B. tau*.

Ueber die Ernährungsweise dieser Fische fand ich nur bei LEUNIS (1883, p. 686) und GÜNTHER (1886, p. 331) die Mitteilung, daß sie Fleischfresser sind.

### XI. Lophiidae.

#### 43. *Lophius piscatorius* (Baudroye).

Der Magen ist nach der Beschreibung von MECKEL (1829, p. 242) dickfleischig und bildet einen großen Blindsack. Die sehr enge und kurze Pars pylorica liegt dicht hinter der Cardia. Es finden sich 2 recht ansehnliche Appendices pyloricae. Der Darm ist ziemlich lang und macht mehrere Windungen. Am größten Teil seiner Innenfläche bestehen „zusammengesetzte rautenförmige Maschen, die von vorn nach hinten an Länge bedeutend abnehmen und zuletzt in Längenfalten, die sich in breite Zotten spalten, übergehen“. Auch CUVIER (1810, p. 528, 1835, p. 362) fand unregelmäßige, rautenförmige Grübchen, begrenzt durch hauptsächlich in der Längsrichtung verlaufende, breite, wellige, verästelte Falten, gegen das Ende nur parallele Längsfalten.

\*\*44. *Lophius budegassa*. Gesamtlänge 285 mm, Herzspitze—After 108 mm.

Fast die ganze Leibeshöhle wird ausgefüllt durch einen enorm ausgedehnten, platt-rundlichen Magenblindsack. In diesen mündet eine weite und lange Pars cardiaca. Dicht neben dieser liegt die aus dem Magenblindsack entspringende kurze und sehr enge Pars pylorica. Jenseits der Pyloruseinschnürung wird der Darm recht weit. Hier münden 2 mittellange, relativ weite Appendices pylor. in ihn ein. Der Dünndarm ist ziemlich lang und zieht in einigen schwachen Windungen nach hinten, wobei sein Lumen allmählich sich stark verengt. Er setzt sich fort in einen kurzen, sehr weiten und mit kräftigen muskulösen Wandungen versehenen Enddarm. Stücke aus verschiedenen Abschnitten des Dün- und Dickdarms wurden in Formol fixiert.

Am Anfang des Dünndarms bilden zarte unregelmäßige Schleimhautfalten von geringer Höhe ein Netz mit polygonalen, ziemlich weiten Maschenräumen, in welche hier und da kleine Seitenzweige der Falten allmählich auslaufen. Die Falten werden nach hinten zu immer niedriger. In der Mitte des Dünndarms ist das Netzwerk noch ganz deutlich, an dessen Ende aber fast ganz verschwunden. Im Enddarm treten wieder neue Schleimhautfalten auf, und zwar unterscheidet man geradegestreckte Längsfalten,

die durch kleinere Seitenzweige miteinander in Verbindung stehen, und in den Räumen zwischen ihnen ein feines, sehr enges Maschenwerk ganz niedriger Fältchen. Die Längsfalten werden gegen den After zu immer höher und erscheinen dort, wo sie eine beträchtliche Höhe erreicht haben, an ihrem freien Rande leicht gezähgelt.

Die Seeteufel nähren sich von Fischen und sind derart gefräßig, daß man nicht selten in ihren Magen Fische findet, die ebenso groß und schwer sind wie sie selbst (LEUNIS 1883, p. 686; GÜNTHER 1886, p. 334; BREHM 1892, p. 124, 127). In dem Magen des mir vorliegenden Tieres fand ich 4 ganz frische und einen etwas verdauten Fisch von 100, resp. 103, resp. ca. 110, resp. 120, resp. 146 mm Länge. Der nicht sehr reichliche Darminhalt hatte eine leichtflüssige Beschaffenheit.

45. *Malthe* (CUVIER 1835, p. 362).

Durch das Fehlen von Appendices pyloricae von *Lophius piscatorius* unterschieden.

Seine Nahrung bilden kleine Fische (LEUNIS 1883, p. 686).

46. *Chironectes* (CUVIER 1835, p. 362).

Durch das Fehlen von Appendices pyloricae von *Lophius piscatorius* unterschieden.

Mitteilungen über die Ernährung waren mir nicht zugänglich.

## XII. Cottidae.

\*47. *Peristedion cataphractum*.

CUVIER (1835, p. 341) konstatierte bei *Peristedion spec.* das Vorhandensein von 7 sehr kurzen Appendices pyloricae. Am Anfang des Dünndarms fand er ein feines Netz von Schleimhautfalten und weiterhin eine glatte innere Oberfläche.

Das von mir untersuchte Exemplar mißt im ganzen 278 mm, von der Herzspitze zum After 53 mm.

Der Magen erscheint als ein stark erweiterter muskulöser Abschnitt. Cardia und Pylorus liegen fast in gleicher Höhe. Beide verbindet eine wenig gebogene, kurze kleine Kurvatur und eine sehr stark ausgebogene, weit nach abwärts reichende, lange große Kurvatur. An letztere fügt sich durch Vermittelung eines kurzen engen Verbindungsstückes ein kleiner kugelig Blindsack von der Größe einer ansehnlichen Erbse. Am Pylorus besteht eine geringe Einschnürung, dann folgt wieder ein weiterer Abschnitt, welcher von einem Kranz ganz kurzer Appendices pyloricae umgeben ist.



Die Wandungen des in zahlreiche Windungen gelegten Dünndarms sind sehr zart und dünn. Eine scharfe Grenze gegen den Enddarm besteht nicht. Das letzte Darmstück läuft ziemlich gerade von der Gegend des Pylorus nach abwärts. Darmstücke etwa aus der Mitte und dem Ende des Dünndarms resp. Beginn des Enddarms wurden in Formol aufgespannt.

Die zarte Dünndarmschleimhaut bietet in der Mitte des Dünndarms nur ein ganz schwach ausgeprägtes Relief von feinen, im ganzen gleichmäßig hohen Leistchen, die, netzförmig untereinander verbunden, ganz flache, unregelmäßige, rundliche, auch 4- oder 5-eckige Felder begrenzen. Weiterhin verschwindet das Netzwerk und wird ersetzt durch ganz feine, gerade Längsfalten, die nur ganz vereinzelt durch Seitenäste in Verbindung miteinander stehen. Dieses Verhalten persistiert bis in den verengten Endabschnitt des Darmkanals.

Nach BREHM (1896, p. 135) soll die Nahrung von Peristedion vorzugsweise in schalenlosen Weichtieren und Quallen bestehen. Bei dem vorliegenden Exemplar bilden den reichlichen Mageninhalt zahlreiche verschiedenartige kleine Crustaceen mit ziemlich festen Schalen.

\*48a. *Trigla lyra* I (2 Figuren auf Taf. XVI).

Nach der Schilderung von CUVIER (1810, p. 533) ist der Darmkanal sehr dünnwandig. In den Anfang des Dünndarms münden jederseits 5 sehr kurze und enge Appendices pyloricae. „Der Dickdarm fängt mit einem Blindsack an, der so lang wie er selbst, aber nicht sehr tief und von dem dünnen Darm durch eine halbmondförmige Falte geschieden ist. Die innere Haut bildet in diesem Teile des Darmkanals einige nicht sehr tiefe longitudinale Falten, ist aber im übrigen Teile des Darmkanals ganz glatt.“ MILNE EDWARDS (1860, p. 388) gibt für das Genus *Trigla* ohne nähere Bezeichnung der Species an, daß die Darmschleimhaut zahlreiche Falten bildet, die polygonale Bezirke einschließen.

Von den mir vorliegenden 2 Exemplaren hat das eine eine Gesamtlänge von 353 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 94 mm.

Der Magen besteht aus einem absteigenden und einem aufsteigenden Schenkel, die in einem sehr spitzen Winkel ineinander übergehen. Vom Scheitel des Ueberganges erstreckt sich noch ein Magenteil nach abwärts, der nicht gesondert ist, sondern beiden Schenkeln zugehört. Er endet zugespitzt etwa in der Mitte der Bauchhöhle. Der absteigende Schenkel (*Pars cardiaca*) ist ein an-

sehnliches weites Rohr. Der aufsteigende Schenkel (Pars pylorica) ist etwas enger, viel kürzer und verengt sich stark am Pylorus. Der Anfangsteil des Mitteldarms trägt auf jeder Seite 3 sehr lange Appendices pyloricae. Unmittelbar dahinter macht sich eine kleine blindsackartige Erweiterung bemerkbar. Von da geht der Darm zunächst gerade nach abwärts, biegt sich am Ende der Bauchhöhle um in einen gerade bis zur Höhe des Pylorus aufsteigenden Schenkel und setzt sich dann in mäßigen Windungen nach abwärts in den nicht deutlich abgegrenzten Enddarm fort. Während der Magen sehr kräftige Muskelwandungen besitzt, erscheint die Darmwand dünn und schlaff. Stücke aus verschiedenen Abschnitten des Darmkanals wurden in Formol aufgespannt.

Am Anfang des Dünndarms bildet die Schleimhaut ziemlich grobe Falten, die sich untereinander verbinden zu einem Netzwerk mit weiten rundlich-polygonalen Maschenräumen. In diesen findet sich ein zweites Netz, von feinen Fältchen gebildet, mit verhältnismäßig groben Maschen. Dieselbe Reliefstruktur zeigt sich auch noch in der Mitte des Dünndarms, nur etwas verfeinert. Die Schleimhautfalten sind niedriger, die Maschenräume enger. Nirgends tritt hier eine bestimmte longitudinale oder quere Faltenrichtung hervor, das Netz erscheint gleichmäßig gebaut. Erst im letzten Darmabschnitt kurz vor dem After ändert sich dies Verhalten. Hier ziehen schwache Längsfalten entlang, und in den weiten Zwischenräumen derselben bilden niedrige Seitenäste ein sehr unregelmäßiges Netzwerk mit großen und kleinen, oft nur unvollständig abgeschlossenen Maschenräumen.

\*48b. *Trigla lyra* II. Gesamtlänge 256 mm, Herzspitze bis After 66 mm.

Der Befund des Magendarmkanals weicht in keinem wesentlichen Punkte von dem oben Geschilderten ab. Die blindsackartige Erweiterung am Anfang des Mitteldarms jenseits der Appendices pyloricae ist nicht ausgeprägt. Einzelne Teile des Mittel- und Enddarms erscheinen sehr eng und mit kräftigen Wandungen versehen infolge der Kontraktion ihrer Muskelwand. Stücke aus weiten und engen Partien, etwa entsprechend Anfang und Mitte des Dünndarms, wurden in Formalin aufgespannt. Das Schleimhautrelief ist dasselbe wie bei dem erstgenannten Exemplar, nur lange nicht überall so deutlich. Dasselbe ist teilweise ganz verschwunden in den stark erweiterten, sehr zusammengepreßt und durch eine Art Längsfaltung gestört in den extrem kontrahierten Abschnitten.

\*\*49. *Trigla lineata*. Gesamtlänge 284 mm, Herzspitze bis After 80 mm (Figur auf Taf. XVI).

Der einzige auffällige Unterschied von *Trigla lyra* in dem groben Verhalten des Magen-Darmkanals besteht in dem Vorhandensein von jederseits 4 Appendices pyloricae. Der ziemlich lange Mitteldarm bildet im ganzen einen absteigenden und einen aufsteigenden Schenkel. Letzterer endet ganz hoch oben in der Bauchhöhle neben dem Pylorus, und von da verläuft das Ende des Darmkanals ohne äußerliche Abgrenzung eines Enddarms gerade nach unten zum After.

Ein Dünndarmstück aus dem Scheitel der Schleife zwischen absteigendem und aufsteigendem Ast wurde in Formalin aufgespannt. Die Innenfläche des ziemlich weiten Darmstückes zeigt niedrige Schleimhautfalten, die, untereinander netzförmig verbunden, recht umfangreiche ebene Bezirke von unregelmäßig rundlicher oder polygonaler Form begrenzen. Die Maschenräume erscheinen erheblich weiter als bei *Trigla lyra*, was wohl mit der Dehnung der Darmwand zusammenhängen kann. Die Schleimhautleisten sind nicht alle gleichartig nach Höhe und Stärke, aber die Unterschiede in dieser Hinsicht treten nicht überall so scharf hervor, daß man zwei Gruppen von Leistenbildungen unterscheiden könnte.

\*\*50. *Trigla spec.* Gesamtlänge 308 mm, Herzspitze bis After 84 mm.

Das Tier ist von grauer Farbe und trägt nur geringe Vorsprünge über der Schnauze.

Der Magen ist außerordentlich erweitert, gleicht aber in den Grundzügen seines Baues den Befunden bei den anderen Species. Die Erweiterung betrifft weniger die Pars cardiaca und pylorica als den beiden gemeinsam kaudalwärts sich ausdehnenden Blindsack. Dieser erstreckt sich nahezu bis zum Ende der Bauchhöhle. Auf jeder Seite des Anfangsteils des Mitteldarms hängen 4 lange Appendices weit herab. Der lange Dünndarm und Enddarm bietet dieselben Verhältnisse wie bei den anderen, oben beschriebenen Species. Ein Stück des Dünndarms aus dem Ende des absteigenden Schenkels wurde in Formalin aufgespannt. Es ist in einem mittleren Kontraktionszustand, weniger weit als bei *Trigla lineata*, mit dem es im übrigen am meisten übereinstimmt.

Die von feinen Schleimhautleisten begrenzten unregelmäßigen, planen Felder sind etwas kleiner, die Leisten wenig untereinander verschieden in Höhe und Dicke. Eine bestimmte Anordnung derselben in Längs- oder Querrichtung tritt nicht hervor.



51. *Trigla gurnardus* (CUVIER 1835, p. 341).

Der dünnwandige Darmkanal ist mit 7 Appendices pyloricae ausgestattet. An der Schleimhautoberfläche fand sich ein polygonales Netz von Falten.

Ueber die Ernährung der Knurrhähne fand ich nur bei BREHM (1896, p. 132) die Mitteilung, daß sie vorzugsweise von Crustaceen leben, außerdem aber auch Muscheln und anderen Weichtieren, auch Quallen, nachstellen. Ich fand bei *Trigla lyra* den Magen leer. Bei *Trigla lineata* enthielt er einige pflanzliche Bestandteile und außerdem Crustaceenschalen, die sich auch im ganzen Mitteldarm vorfanden. Der Magen des Exemplars von *Trigla spec.* war gefüllt mit zahlreichen, ziemlich großen Krabben mit festen Schalen.

\*52. *Scorpaena porcus* (2 Figuren auf Taf. XVI).

MILNE EDWARDS (1860, p. 401) weist darauf hin, daß CAVOLINI zuerst bei *Scorpaena* (ohne nähere Angabe der Species) das Fehlen von Darmzotten konstatierte. CUVIER (1835, p. 343) fand bei dem ihm vorliegenden Exemplar (*S. porcus* oder *scrofa*?) den kurzen dünnwandigen Darm mit 8 Appendices pyloricae versehen. Seine Schleimhaut erschien leicht gefaltet, sammetartig. Im Enddarm zeigte sie wellige Längsfalten.

Das von mir untersuchte Exemplar hat eine Gesamtlänge von 214 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 67 mm.

Der Magen beginnt mit einer weiten, ziemlich kurzen, schlauchförmigen Pars cardiaca. Diese setzt sich fort in einen enorm weiten Blindsack des Magens, der fast die ganze Bauchhöhle ausfüllt. Ganz nahe dem Uebergang der Pars cardiaca in diesen Magensack entspringt von dessen rechter oberer Ecke eine schlanke, ganz kurze Pars pylorica, die sich gegen den Pylorus noch weiter verengt. Die Wandungen des Magens sind sehr kräftig, die Darmwand dagegen ziemlich dünn. Den Anfang des Mitteldarms umgeben 9 recht ansehnliche Appendices pyloricae. Am Beginn ist der Dünndarm ziemlich weit und nimmt dann allmählich nach abwärts an Umfang ab. Die Länge des Darmkanals ist nicht beträchtlich. Wir finden einen gerade absteigenden und gerade aufsteigenden Schenkel des Dünndarms. Letzterer geht in der Höhe des Pylorus in das Endstück des Darmkanals über, das in gestrecktem Verlauf über den Magenblindsack hinweg zum After zieht. Stücke aus Anfang, Mitte und Ende des Darmkanals wurden in Formol ausgebreitet.

Am Beginn des Dünndarms besteht das Schleimhautrelief aus einem Netzwerk von ziemlich niedrigen dünnen Schleimhautfalten mit glatten Rändern. Die Maschen des Netzes sind weit, polygonal, unregelmäßig und werden durch Seitenäste der Falten mehr oder weniger vollständig in Unterabteilungen zerlegt. Außerdem sind sie erfüllt von einem zweiten Netz von feinsten Fältchen mit ganz engen Maschen. In den ziemlich stark kontrahierten mittleren Abschnitten des Dünndarms nehmen die gröberen Schleimhautfalten deutlich eine Längsrichtung an. Dies tritt besonders gegen das Ende zu hervor, während die Falten selbst niedriger werden. Erst kurz vor dem After nehmen sie wieder beträchtlich an Höhe zu. Hier stehen sie sehr dicht nebeneinander und begrenzen mit Hilfe seitlicher Verbindungsäste rautenförmige Felder, welche wieder durch ein ganz feines Faltennetz in kleinste Grübchen zerlegt werden.

\*53. *Scorpaena scrofa* (Figur auf Taf. XVII).

RATHKE (1837, p. 350) fand im Mittel- und Afterdarm wie bei *Smaris vulgaris* ein einfaches Netzwerk von Falten mit unregelmäßigen, zum Teil offenen, weiten Maschen.

Das mir vorliegende Exemplar mißt in seiner gesamten Länge 440, von der Herzspitze bis zum After 160 mm.

Es liegen hier bezüglich des makroskopischen Verhaltens des Darmkanals im ganzen dieselben Zustände wie bei *S. porcus* vor. Der Magenblindsack dehnt sich verhältnismäßig nicht ganz so weit in der Bauchhöhle aus. Seine Wand ist sehr dick, der Innenraum relativ gering. Der Darmkanal ist ebenso angeordnet wie bei *S. porcus*. Er hat ein ziemlich weites Lumen, außerordentlich zarte, leicht zerreißliche Wandungen und einen gelblichen, weichen Inhalt ohne harte Bestandteile, untermischt mit schwarzen Klumpen. Das Verhalten der Appendices ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen. Stücke aus dem absteigenden und aufsteigenden Dünndarmschenkel sowie aus dem weiteren Enddarm wurden teils in Alkohol, teils in Formalin ausgebreitet und auf das Schleimhautrelief untersucht.

Am Anfang des Dünndarms, in dem absteigenden Schenkel, ist ein Relief deutlich nachweisbar. Man sieht stärkere, vorwiegend längsverlaufende Falten, die, untereinander hier und da anastomosierend, rautenförmige Felder begrenzen, welche selbst wieder durch feinere, vorwiegend quergerichtete Leistchen in unregelmäßig begrenzte kleine Bezirke zerlegt werden. An manchen — vielleicht etwas mehr gedehnten — Stellen des Dünndarms ist

diese Zeichnung sehr undeutlich oder verschwindet auch ganz. Im Enddarm tritt dasselbe Relief wieder stärker hervor. Die Längsfalten sind höher, das schwache Netz in den Räumen zwischen ihnen zeigt weitere, sehr unregelmäßige Maschen.

Nach LEUNIS (1883, p. 672) und GÜNTHER (1886, p. 290) sind alle Scorpaniden Fleischfresser. Bei BREHM (1896) und SCHMIEDEKNECHT (1906) werden keine Mitteilungen über die Ernährung dieser Fische gemacht. Bei dem von mir untersuchten *Scorpaena porcus* bildeten den sehr reichlichen Inhalt des Magens mehrere ziemlich große Krabben, deren feste Schalen zum Teil erweicht waren, wohl unter der Einwirkung des Magensaftes, und außerdem einige Reste von kleinen Fischen, die sich nicht mehr deutlich erkennen ließen. Im Magen von *Scorpaena scrofa* fand ich einen bereits stark verdauten, etwa 215 mm langen, sehr schlanken Fisch, wohl einen *Syngnathus*. Der reichliche Darminhalt ist breiartig, von gelblich-weißer Farbe.

**\*\*54. *Sebastes dactyloptera*.** Gesamtlänge 278 mm, Herzspitze—After 78 mm (Figur auf Taf. XVII).

Der Magen beginnt mit einer kurzen weiten *Pars cardiaca*, die sich in einen ansehnlichen Blindsack fortsetzt, welcher sich kaudalwärts mindestens über  $\frac{2}{3}$  der Bauchhöhle ausdehnt. Die kleine Kurvatur ist sehr kurz. Eine kleine *Pars pylorica* liegt der *Pars cardiaca* nahe an. Der Anfang des Mitteldarms trägt 7 *Appendices pyloricae*. Jenseits derselben ist der Dünndarm sehr weit, nach abwärts wird er enger. Er ist von mittlerer Länge und besteht aus je einem bis nahe zum Ende der Bauchhöhle absteigenden und bis in die Gegend des Pylorus wieder aufsteigenden Schenkel, welcher letzterer in das gerade zum After laufende Endstück sich fortsetzt. Der Enddarm erschien äußerlich nicht abgegrenzt. Teile aus Anfang, Mitte und Ende des Dünndarms aus dem absteigenden Schenkel sowie aus dem aufsteigenden wurden in Formalin ausgebreitet.

Das Schleimhautrelief besteht im ganzen Dünndarm aus vorwiegend längsverlaufenden Schleimhautfalten, die durch schwächere Seitenäste mehr oder weniger reichlich miteinander Verbindungen eingehen und somit eine Art Netz mit weiten unregelmäßigen Maschen bilden. Hier und da sind die Längsfalten auch unterbrochen. Am Anfang sind sie höher und erscheinen hier als nicht sehr ansehnliche, zarte Lamellen mit glatten freien Rändern, gegen Ende nehmen sie ab.



LEUNIS (1883, p. 672) und GÜNTHER (1886, p. 290) rechnen *Sebastes* zu den kurzweg als Fleischfresser bezeichneten Scorpaniden. Bei BREHM (1896, p. 60) findet sich nur die Mitteilung, daß der dem *S. dactyloptera* sehr nahe verwandte *S. norvegicus* sich von Fischen und Krebsen nährt.

55. *Cottus gobio* (Chabot de rivière CUVIER 1835, p. 342).

Der mit 4 ziemlich dicken Appendices pyloricae versehene Darm ist kurz und dünnwandig und an seiner Innenfläche völlig glatt.

Dieser Fisch frißt nach LEUNIS (1883, p. 688) allerlei kleine Tiere und den Laich anderer Fische. BREHM (1892, p. 128) bezeichnet ihn als sehr gefräßig und gibt an, daß er zwar vorzugsweise von Kerbtieren, insbesondere Libellenlarven lebt, aber doch keinen irgend zu bewältigenden Fisch, einschließlich der eigenen Brut, verschont.

56. *Cottus scorpius*.

Nach der Schilderung von RUDOLPHI (1802, p. 65) ist der Magen groß, muskulös und flaschenförmig. Die Zahl der Appendices pyloricae beträgt 9. Die Wand des Darmkanals ist ziemlich dünn, die Schleimhaut netzförmig gefaltet. Nach hinten gegen den After werden die Falten schwächer und verschwinden ganz. Dagegen beobachtete PILLIET (1885, p. 305) 4 sehr kurze Appendices pyloricae und im übrigen einen Befund wie bei *Gobius niger*, d. h. auf der Darminnenfläche in unregelmäßige Gruppen angeordnete ziemlich kurze konische Zotten (*hérissé de villosités coniques assez courtes et groupées par leur base en bouquets irréguliers*) und zwischen ihnen tiefe Gruben, die wieder durch undeutliche sekundäre Falten geteilt sind.

BREHM (1892, p. 130) schildert die Gefräßigkeit dieses Fisches als ganz erstaunlich. Er begräbt in seinem ungeheuren Rachen Tiere, die fast ebenso groß sind wie er selbst. Er verschlingt alles Genießbare, nämlich außer Fischen auch Krebse und Krabben, Würmer etc., außerdem aber auch allerlei Abfall von den Schiffen.

57. *Cottus niloticus* (Chabot du Nil CUVIER 1810, p. 532; 1835, p. 342).

Der kurze dünnwandige Darmkanal ist mit 9 Appendices pyloricae versehen. „Die innere Haut hat feine Falten, die ein Netz mit tiefen Maschen bilden, das sich noch bis unterhalb der Mastdarmklappe erstreckt, wo seine Maschen größer und oberflächlicher werden.“

Als Beute der *Cottus*-Arten bezeichnet GÜNTHER (1886, p. 338) nur kurz Krustentiere und andere Wassertiere.

58. *Synanceia (Scorpaena) horrida* (CUVIER 1810, p. 532.)

Der nicht lange, dünnwandige Darmkanal ist mit 4 Appendices pyloricae versehen. „Die innere Haut ist im dünnen Darm leicht gefaltet und gezottet. — Im Mastdarm dagegen ist diese Haut mit wellenförmigen Längsfalten versehen.“

59. *Synanceia verrucosa* (Agriope verruqueux) (CUVIER 1835, p. 344).

Der dünnwandige Darmkanal entbehrt der Appendices pyloricae. Seine Innenfläche zeigt Längsfalten.

Die *Synanceia*-Arten sind nach der Mitteilung von GÜNTHER (1886, p. 292) sehr gefräßige Fische. Ihr Magen sei so geräumig, daß sie im stande seien, Fische von einem Drittel ihrer eigenen Größe zu verschlingen.

### XIII. Pegasidae.

60. *Pegasus* (MECKEL 1829, p. 291).

MECKEL stellt diese Form zu den Lophobranchiern, so daß die für diese gegebene Beschreibung zum Teil auch hierfür gilt. Danach wäre der dünnhäutige Darmkanal nicht deutlich gesondert in Magen und Darm, ohne Appendices pyloricae, bedeutend länger als bei *Syngnathus* und an seiner Innenfläche schwach der Länge nach gefurcht.

Mitteilungen über die Ernährung dieser Gattung sind mir nicht zugänglich geworden.

### XIV. Teuthidae.

61. *Teuthis hepatus* (CUVIER 1810, p. 538; 1835, p. 358).

Der sehr lange Darmkanal besitzt dünne Wandungen und ist mit 4 Appendices pyloricae versehen. Seine sammetartig erscheinende Innenfläche ist leicht gezottet.

Die *Teuthis*-Fische sind Pflanzenfresser (CUVIER 1835, p. 358; LEUNIS 1883, p. 673; GÜNTHER 1886, p. 295; BREHM 1892, p. 68).

### XV. Gobiidae.

62. *Gobius niger*.

Für die Gattung *Gobius* im ganzen bemerkt MECKEL (1829, p. 253), daß sie zu einer Gruppe von Fischen gehört, bei der der Magen im allgemeinen nicht gesondert ist. Appendices pyloricae fehlen, oder sind nur in geringer Zahl vorhanden. Der Darmkanal ist einfach, seine Wandungen dünn. Er ist länger als bei

den Labriden und an der inneren Fläche meistens netzförmig gefaltet. „Bei *Gobius* zeigt die vordere Hälfte des Darms, der sich allmählich nach hinten verengt, einen deutlichen Uebergang der Faltenbildung in die Zottenbildung, indem die starken Längsfalten in viele kleinere, voneinander getrennte Längenabteilungen zerfallen, die wieder bis auf die Grundfläche in ihrer ganzen Höhe durchschnitten sind und auf diese Weise Zotten darstellen. Gegen das Ende wird der Dünndarm ganz glatt. Der Dickdarm, der das letzte Fünftel bildet, ist plötzlich viel weiter, an der inneren Oberfläche stark zellig —.“ Auch CUVIER (1835, p. 360, 361) gibt an, daß bei der Gattung *Gobius*, speziell auch bei *G. niger*, der Magen äußerlich nicht deutlich abgegrenzt ist. Im Dünndarm fand er ein feines Netz von Schleimhautfalten. Dagegen schildert PILLIET (1885, p. 305) den Schleimhautbefund ähnlich wie bei *Cottus scorpius*. Kurze kegelförmige Zotten stehen in Gruppen beisammen und zwischen ihnen liegen tiefe Gruben, die wieder durch undeutliche sekundäre Falten geteilt sind (vergl. p. 448).

63. *Gobius ophiocephalus* (RATHKE 1837, p. 350).

Im Mitteldarm besteht ein einfaches Netz von Schleimhautfalten mit weiten und unregelmäßigen, teilweise nicht völlig geschlossenen Maschen. Dieses Netzwerk geht im hinteren Teil des Mitteldarms in ziemlich gerade verlaufende Längsfalten über. Im Afterdarm tritt das Faltennetz anscheinend wieder auf.

64. *Gobius melanostomus* (RATHKE 1837, p. 349, 350).

Die Schleimhaut des Mitteldarms bildet Längsfalten, die am Rande vielfach ausgeschnitten und gezackt sind. Die Falten verlaufen nicht regelmäßig longitudinal, sondern sind zum Teil unterbrochen, zum Teil netzartig untereinander verbunden. Im Afterdarm findet sich ein Netzwerk mit weiteren und weniger regelmäßigen Maschen.

65. *Gobius batrachocephalus* (RATHKE 1837, p. 349).

An der Innenfläche des Darmes verlaufen zickzackförmige Falten bis zum Afterdarm. Vom Rande der Falten gehen, besonders in der vorderen Hälfte des Mitteldarms, „viele mäßig lange und dicke zungenförmige Vorsprünge, die beinahe grobe Zotten darstellen“, ab.

LEUNIS (1883, p. 691) und GÜNTHER (1886, p. 345) bezeichnen die Meergrundeln als Fleischfresser. Nach BREHM (1892, p. 140) jagen sie nach Würmern und Garneelen, fressen aber auch Fisch-eier und Tange.



**XVI. Callionymidae.****66. Callionymus lyra.**

Ein gesonderter Magen fehlt. Die Innenfläche des Darmes zeigt verästelte Längsfalten und in den Zwischenräumen kleinere Falten, die unregelmäßige Maschen bilden. Gegen das Ende des Dünndarms nehmen die Falten ab und werden im Enddarm wieder ausgeprägter (CUVIER 1835, p. 361). Nach MECKEL (1829, p. 253) ist die Innenfläche des einfachen, dünnwandigen, ziemlich kurzen Darmkanals netzförmig gefaltet. Pförtneranhänge fehlen. Zahlreiche Schleimhautfalten, die nach hinten zu sehr einfach werden und wenig hervortreten, erwähnt PILLIET (1885, p. 306).

Von LEUNIS (1883, p. 691) und GÜNTHER (1886, p. 345) wird Callionymus zu der Gruppe der fleischfressenden Gobiidae gestellt. Nach BREHM (1892, p. 145) bilden Muscheln, Würmer und andere Weichtiere ihre bevorzugte, wo nicht ausschließliche Nahrung.

**XVII. Blenniidae.****67. Blennius pholis.**

Die Gattung Blennius stellt MECKEL (1829, p. 253) zusammen mit einer Gruppe von Fischen, die keinen deutlich abgegrenzten Magen, wenige oder keine Appendices pyloricae und einen einfachen, dünnhäutigen, ziemlich kurzen Darmkanal besitzen, dessen Innenfläche meist netzförmig gefaltet ist. Auch CUVIER (1835, p. 359) fand bei der Gattung Blennius keinen gesonderten Magen und auf der Darmschleimhaut grobe, im Zickzack verlaufende Falten, deren freier Rand ein wenig ausgefranst ist in papillenförmige Fortsätze. Nach hinten zu nehmen die Falten ab. Grobe, komplizierte Schleimhautfalten im Darm von Blennius pholis, ähnlich wie bei Syngnathus, erwähnt PILLIET (1885, p. 306).

**68. Blennius sanguinolentus** (RATHKE 1837, p. 349, 350).

Die Schleimhaut des Mitteldarms bildet im Zickzack verlaufende Falten, die meist in spitzen, seltener in rechten Winkeln gebogen, mitunter auch unterbrochen sind. Im Afterdarm aber besteht ein einfaches Netz von Falten mit weiten, unregelmäßigen, zum Teil nicht ganz geschlossenen Maschen.

**69. Blennius lepidus** (RATHKE 1837, p. 349, 350).

Die Innenfläche des Mitteldarms ist, ähnlich wie bei Clupea pilchardus, von dicht gedrängten, gerade verlaufenden Längsfalten bedeckt, deren freier Rand anfangs stark gekräuselt, später ganz

glatt ist. Die Schleimhaut des Afterdarms zeigt ein einfaches weitmaschiges und unregelmäßiges Netzwerk wie bei *Blennius sanguinolentus* und *Smaris vulgaris*.

Nach LEUNIS (1883, p. 694) sind die *Blennius*-arten gefräßige Fleischfresser. BREHM (1892, p. 151) sagt von *Blennius pholis*: „Die langen und kräftigen Schneidezähne befähigen den Fisch, Muscheln und andere Weichtiere, seine eigentliche Nahrung, von den Felsen loszulösen, doch scheint er auch andere freischwimmende Tiere nicht zu verschonen, weil gefangene eine stets rege und vielseitige Freßlust zeigten. Einer, den GUYON hielt und ungefähr ein halbes Jahr beobachtete, verschlang mit gleicher Gier Weichtiere, Spinnen, Tausendfüße, Käfer, überhaupt jedes sich bewegende Tierchen und außerdem Fleisch von Säugetieren und Vögeln.“ CUVIER (1835, p. 360) fand im ersten Abschnitt des Darmes von „*Blennie à bandes*“ unveränderte Nahrungsbestandteile von *Fucus* und „*peau blanche de corail*“, im zweiten Abschnitt „*débris calcaires de polypiers pierreux, celluloux et de fucus*“.

#### 70. *Clinus superciliosus* (CUVIER 1835, p. 360).

Der Magen ist nicht gesondert, der Darm ziemlich kurz und weit. An seinem Beginn bildet die Schleimhaut breite wellige Längsfalten.

Mitteilungen über die Ernährung dieses Fisches waren mir nicht zugänglich.

#### 71. *Zoarces (Blennius) viviparus* (RUDOLPHI 1802, p. 64).

Der Magen ist weiter als der mäßig lange, mit 2 Appendices pyloricae versehene Darm. An dessen Anfang zeigt die Innenfläche große blattartige Falten, die sich untereinander netzförmig verbinden. Nach hinten zu werden die Faltungen immer schwächer und im Mastdarm sieht man fast nur schwache Längsstreifen.

Die Nahrung der Aalmutter besteht nach LEUNIS (1883, p. 696) aus allerlei kleinem Getier, nach BREHM (1892, p. 153) aus kleinen Fischen, Muscheln, Würmern und Laich.

#### 72. *Anarrhichas lupus*.

MECKEL (1829, p. 253) führt das Genus *Anarrhichas* unter einer Gruppe von Fischen auf, deren dünnwandiger, ziemlich kurzer Darmkanal mit wenigen oder keinen Appendices pyloricae versehen ist. Der Magen ist stark muskulös und wesentlich nur dadurch vom Darm unterschieden. Die Innenfläche des Darmes beschreibt MECKEL und ebenso OWEN (1866, p. 421) als netz-

förmig gefaltet. Nach CUVIER (1810, p. 529, 1835, p. 360) bildet die Schleimhaut zahlreiche, nach allen Richtungen verlaufende, gefranste Falten, die sich unter Umschließung rautenförmiger Felder miteinander verbinden. Die Pförtneranhänge fehlen.

Die Nahrung des Seewolfes besteht hauptsächlich aus Krustentieren und Muscheln, die er mit gewaltigen Zähnen leicht zerbeißt (LEUNIS 1883, p. 694; GÜNTHER 1886, p. 351; SCHMIEDEKNECHT 1906, p. 357). Außerdem stellt er wahrscheinlich verschiedenen Fischen nach (BREHM 1892, p. 149).

### XVIII. Atherinidae.

#### 73. *Atherina Boyeri* (RATHKE 1837, p. 349).

Der Darm wird fast in seiner ganzen Länge von zickzackförmig verlaufenden Falten durchzogen, „so daß sie meistens spitze, seltener rechte Winkel bilden, jedoch mitunter auch unterbrochen sind“.

LEUNIS (1883, p. 697) und GÜNTHER (1886, p. 356) bezeichnen die Aehrenfische als Fleischfresser, ohne nähere Angaben zu machen.

### XIX. Mugilidae.

#### \*74. *Mugil cephalus* (2 Figuren auf Taf. XVII).

Beim Genus *Mugil* ist nach der Beschreibung von MECKEL (1829, p. 241, 246) der Magen mit einem länglichen, zugespitzten Blindsack und einer sehr muskulösen Pars pylorica versehen. Die Länge von Blindsack und Pars pylorica wechselt bei verschiedenen Arten ganz unabhängig vom Füllungszustand des Magens. Auch die Zahl der Appendices pyloricae variiert zwischen 2 und 8. Der Darmkanal ist sehr lang und vielfach gewunden. „An seiner ganzen inneren Fläche ist er mit dichtstehenden, zarten, sehr anschlichen, selbst bei kleinen Tieren den menschlichen an Größe gleichkommenden Zotten besetzt, die auf keinen Falten stehen und gegen das Ende größer und weiter auseinandergerückt sind, daher deutlicher werden.“ Auch RATHKE (1837, p. 351) beobachtete fast im ganzen Darm von *Mugil cephalus* auf der ziemlich glatten Schleimhautoberfläche sehr zarte und meistens zungenförmige Zotten ähnlich denen des Menschen. Dagegen stellt RUDOLPH (1828, p. 209) das Vorkommen von Zotten in Abrede und spricht nur von langen Fortsätzen, die von Falten entstehen.

Das mir vorliegende Exemplar mißt im ganzen 460 mm, und von der Herzspitze bis zum After 178 mm. Der Magen beginnt



mit einer langen und ziemlich weiten Pars cardiaca, die sich fortsetzt in den sehr muskelkräftigen Hauptteil des Magens. Dieser entsendet afterwärts einen kegelförmigen, schlanken Magenblindsack von geringer Länge und erscheint seitlich nicht scharf abgegrenzt gegen eine mit außerordentlich dicker Muskelwand versehene, dem Muskelmagen der Vögel vergleichbare Pars pylorica. Sie hat von außen kugelige Form und hier reichlich die Größe einer Kastanie. Jenseits des Pylorus bilden 6 ziemlich starke Appendices pyloricae einen Kranz um den Anfang des Dünndarms. Dieser ist sehr lang und bildet zahlreiche, dicht nebeneinander gelegene und durch Fettgewebe zu einem Klumpen vereinigte Windungen. Seine gesamte Länge beträgt mindestens 2 m. Eine scharfe äußere Grenze gegen den Dickdarm konnte ich nicht wahrnehmen. Zum Zweck der Untersuchung des Schleimhautreliefs wurden Stücke aus den verschiedensten Teilen des Darmes in der Längsrichtung aufgeschnitten und in Formol ausgebreitet.

An meinen Präparaten sah ich nirgends im gesamten Darm Schleimhautfalten, sondern überall nur isolierte, schlanke, mehr oder weniger lange zottenähnliche Fortsätze, deren Verhalten in den verschiedenen Abschnitten des Darmes sehr wechselt. Am Anfang des Dünndarms, unmittelbar hinter den Pfortneranhängen findet man die längsten Fortsätze, aber dieselben nehmen nicht die gesamte Innenfläche dieses Darmabschnittes ein, sondern beschränken sich auf einen kranio-kaudal ziehenden Streifen, der etwa ein Drittel oder eine Hälfte der Oberfläche bedeckt. Es sind schmale, ca. 5 mm lange, einzeln stehende Fädchen, die keine bestimmte Anordnung zu besitzen scheinen. Den Rest der Innenfläche des Dünndarmanfanges bedecken kürzere, feine, zugespitzte Zotten, die nicht besonders dicht nebeneinander stehen und vielfach eine verbreiterte Basis besitzen. Im weiteren Verlauf des Dünndarms werden die Zotten immer kleiner, bleiben aber bis zum Ende deutlich und scheinen auch auf dem gesamten Darmquerschnitt überall ziemlich gleichmäßig ausgebildet zu sein. Die Oberfläche der Rektalschleimhaut trägt Gebilde, die man eigentlich nicht mehr als Zotten bezeichnen kann. Es sind gedrungene, kurze, pyramidenförmige Fortsätze, die etwas an Dornen erinnern und deutlich in schrägen Längsreihen angeordnet sind.

#### 75. *Mugil capito* (PILLIET 1885, p. 304).

Auf der Innenfläche des Darmes finden sich ziemlich vereinzelt stehende konische Zotten, die im Mittel 3,11 mm lang und 2,1 mm breit sind.

**\*\*76. *Mugil auratus*.** Gesamtlänge 342 mm, Herzspitze bis After 135 mm.

Die Anordnung des Magen-Darmkanals ist ganz dieselbe wie bei *Mugil cephalus*. Nur sind hier 8 Appendices pyloricae vorhanden. Das Ende des kegelförmigen Magenblindsackes reicht viel weiter kaudalwärts als bei *M. cephalus*. Der Darm ist ca. 150 cm lang, seine Wandungen sind sehr zart und leicht zerreißbar, obgleich das Tier sehr frisch ist. Stücke aus verschiedenen Particen des Darmes wurden in Formol ausgebreitet.

Auch hier bildet die Innenfläche des Darmes keine Falten, sondern zierliche, zottenartige Anhänge. Diese sind aber hier viel feiner und kürzer als bei *Mugil cephalus*. Am Anfang des Dünndarms tritt auf dem Querschnitt ebenfalls eine Ungleichmäßigkeit der Fortsätze nach Länge und Stärke hervor, aber lange nicht solche Gegensätze wie bei *Mugil cephalus*. Die längsten Zotten sind hier höchstens 2 mm lang. Weiterhin erscheinen sie ziemlich gleichmäßig auf der Dünndarmschleimhaut verteilt. Sie entspringen mit etwas verbreiteter Basis, enden zugespitzt und stehen gar nicht sehr dicht beieinander. Nach dem After zu werden sie immer schlanker und kürzer. Eine bestimmte Anordnung in Reihen ist nicht zu erkennen. Erst im Endabschnitt des Darmes, kurz vor dem After bilden die gedrungenen und kürzeren, dornähnlichen Schleimhautfortsätze schräge Längsreihen, die aber nicht ganz so deutlich hervortreten wie bei *Mugil cephalus*.

Die Meeräschen leben von organischen, tierischen und pflanzlichen Stoffen, die mit Schlamm und Sand vermischt aufgenommen werden. Die besondere Umbildung des Schlundes zu einem Seihapparat verhindert, daß größere Körper in den Magen oder durch die Kiemenöffnungen hindurchgleiten (LEUNIS 1883, p. 697; SCHMIEDEKNECHT 1906, p. 358). „Sie nehmen eine Menge von Sand oder Schlamm ein, und nachdem sie dieselbe eine Zeitlang zwischen den Schlundknochen verarbeitet haben, werfen sie den gröbsten und unverdaulichen Teil desselben wieder aus“ (GÜNTHER 1886, p. 357). BREHM (1892, p. 162) sagt: „Weiche und fettige Stoffe bilden ihre bevorzugte Nahrung, insbesondere Stoffe, die bereits in Verwesung begriffen sind. Ihre Lippen scheinen einen sehr feinen Tastsinn zu besitzen, denn die meiste Nahrung holen sie sich aus dem Grunde heraus. COUCH meint, daß sie die einzigen Fische seien, die regelmäßig tote, abgestorbene Tiere zur Speise wählen und ausnahmsweise nur den gemeinen Sandwurm verschlingen.“ Sie fangen sich nur selten an der Angel. Köder sind am besten

Fischeingeweide und in Fleischbrühe abgekochte Kohlblätter, gelegentlich auch die künstliche Fliege.

#### XX. Gasterosteidae.

77. *Gasterosteus aculeatus* (RUDOLPHI 1802, p. 69).

Der Magen ist länglich-eiförmig, der Darm nicht lang und mit 2 Appendices pyloricae versehen. Die Darmschleimhaut ist netzförmig gefaltet, wobei die querverlaufenden Fältchen am deutlichsten hervortreten.

Die Stichlinge sind außerordentlich gefräßige Tiere, die besonders dem Laich und der Brut anderer Fische nachstellen, aber auch junge Blutegel, Motten und andere Schmetterlinge, die auf die Oberfläche des Wassers fallen, nicht verschmähen (LEUNIS 1883, p. 698; GÜNTHER 1886, p. 360; BREHM 1892, p. 167, 168).

#### XXI. Centriscidae.

78. *Centriscus scolopax* (Centrisque bécasse, CUVIER 1835, p. 365).

Der Magen ist rudimentär, der Darmkanal lang und eng. Seine Schleimhaut bildet breite Papillen, die zickzackartig angeordnet sind, als ob sie durch Unterbrechung zickzackförmiger Falten entstanden wären. Sie sind besonders zahlreich, dichtstehend und ansehnlich hinter der Einmündung des Ductus choledochus und nehmen nach hinten zu ab, besonders im Enddarm.

Nach BREHM (1892, p. 177) nimmt man an, daß die Seeschnepfen „allerlei kleine Muscheln und andere Weichtiere, vielleicht auch Fischlaich u. dergl. zwischen dem Seetange hervorhole“.

#### XXII. Labridae,

„Ihrem Gebisse entsprechend fressen die meisten Arten vorzugsweise Muscheln, die sie mit den beweglichen Lippen vom Grunde oder von den Pflanzen des Meeres ablesen, und deren Schalen sie mühelos zertrümmern; doch gibt es auch Pflanzenfresser unter ihnen, die förmlich weiden, ohne übrigens deshalb tierische Stoffe zu verschmähen“ (BREHM 1892, p. 197). Auch Krustentiere, Korallen, Zoophyten dienen manchen Labriden zur Nahrung (LEUNIS 1883, p. 704; GÜNTHER 1886, p. 374).

79. *Scarus* (MECKEL 1829, p. 251).

Der Darmkanal hat ziemlich dünne Wandungen und ist mäßig lang. „Nicht völlig aufgeblasen, hat er viele zellenartige Erweite-



rungen, wodurch er mit dem Dickdarm mehrerer Säugetiere Ähnlichkeit erhält.“

Der Fisch lebt nach GÜNTHER (1886, p. 378) „von Ledertangen, und VALENCIENNES glaubt, daß die Notwendigkeit, seine vegetabilische Nahrung gehörig zu kauen, und das Vor- und Rückwärtsschieben derselben zu diesem Behufe im Munde zu der Angabe Veranlassung gegeben haben dürften, er sei ein Wiederkäuer. Tatsächlich kommt seine Nahrung sehr fein zerteilt in seinem Magen an.“ Auch nach BREHM (1892, p. 204) scheint seine Nahrung, wenigstens zum größten Teil, aus Pflanzenstoffen zu bestehen, die er von den Felsen abpflückt.

\*80a. *Labrus turdus* (Figur auf Taf. XVII).

Der Magen des Genus *Labrus* entbehrt nach MECKEL (1829, p. 251) des Blindsackes und ist nicht vom Darm zu unterscheiden. Dieser ist kurz, wenig gewunden, sehr dünnhäutig. Appendices pyloricae fehlen. Die Innenfläche weist netzförmig verbundene Längsfalten auf, die allmählich niedriger werden und im relativ sehr langen Dickdarm ganz verschwinden. CUVIER (1835, p. 363) gibt an, daß bei *Labrus turdus* die breiten, welligen, guirlandenartigen Schleimhautfalten einen ausgefranzten freien Rand besitzen und sich untereinander vereinigen zur Umschließung tiefer polygonaler Grübchen. Indem die Faltungen gegen das Ende des Darmkanals abnehmen, findet man im Enddarm nur noch fast longitudinal verlaufende Rinnen.

Ich selbst untersuchte 2 etwas verschieden gefärbte Exemplare, von denen das erste eine Gesamtlänge von 270 mm besitzt und von der Herzspitze bis zum After 67 mm mißt.

Der Darmkanal erscheint als ein einfaches, ziemlich gleichmäßiges Rohr mit dünnen Wandungen, das mit geringen Windungen nach hinten zum After zieht und nur eine unbedeutende Längenausdehnung besitzt. Eine äußerliche Sonderung in bestimmte Abschnitte fehlt, auch Appendices pyloricae sind nicht vorhanden. Stücke aus verschiedenen Abschnitten des Darmkanals wurden in Formol ausgebreitet.

Am Anfang des Dünndarms bilden mittelhohe, in sich krausenartig gefaltete Schleimhautfalten ein gleichmäßiges Netz mit weiten polygonalen Maschenräumen, welche ein zweites feines Netz von niedrigen Fältchen umschließen. Dieses doppelte Faltennetz bleibt durch den ganzen Darm hindurch bestehen und ändert sich nur insofern, als die Hauptfalten niedriger und glatter werden und gegen das Ende hin deutlich als Längsfalten hervortreten, die,

durch Seitenäste verbunden, rautenförmige Gruben zwischen sich fassen.

\*80b. Gesamtlänge 242 mm, Herzspitze—After 61 mm.

Die Anordnung des Speisekanals ist dieselbe wie bei dem erstgenannten Exemplar.

Mehrere Stücke aus Anfang, Mitte und Ende des Darmes, nach der SEMPERschen Methode behandelt, zeigen ein Schleimhautrelief, das von dem des ersten Exemplars recht verschieden ist. Zwar liegt auch hier durch den ganzen Darm ein Netz von Falten vor, aber die Falten sind alle niedrig, die Maschen des Netzes ziemlich unregelmäßig, bald weiter, bald enger, sehr flach. Ein doppeltes Netzwerk ist nicht zu erkennen, ebensowenig wie eine Längsanordnung der Schleimhautfalten.

BREHM (1892, p. 198) gibt als die bevorzugte Nahrung von *Labrus mixtus* kleine Krebsarten an; er läßt sich aber auch mit Muschelfleisch und Gewürm ernähren und nimmt auch Fische an. Ich fand im ganzen Darm der beiden Exemplare von *Labrus turdus* reichliche Reste von kleinen Krebsen mit ziemlich harten Schalen, anscheinend auch kleine Stückchen von harten Muschelschalen.

#### \*81. *Labrus viridis*.

Die Wandungen des Darmes erschienen dünner, die Schleimhautgrübchen weniger zahlreich und flacher als bei *Labrus turdus*. CUVIER vermutet, daß hierin kein prinzipieller, sondern nur ein individueller Unterschied von der vorigen Art zum Ausdruck kommt (CUVIER 1835, p. 363).

Das von mir untersuchte Tier mißt im ganzen 303 mm und von der Herzspitze bis zum After 72 mm.

Die Anordnung des Darmkanals ist dieselbe wie bei *Labrus turdus*. Seine Länge erschien mir etwas beträchtlicher. Stücke aus Anfang, Mitte und Ende des Darmes wurden in Formol ausgebreitet.

Am Beginn des Dünndarms bildet die Schleimhaut ein sehr unregelmäßiges doppeltes Netz von Falten. Größere Falten, die aber im Vergleich mit anderen Formen keineswegs hoch sind, begrenzen polygonale Felder von wechselnder Größe und entsenden in diese Maschenräume hinein zarte Seitenzweige, die sich hier zu einem engeren Netz mehr oder weniger vollständig verbinden. Die gröberen Falten sind in sich leicht krausenförmig gefaltet und an ihrem freien Rand mit kleinen, dicht nebeneinander stehenden Ausschnitten versehen, so daß der Rand gezähelt erscheint. In

der Mitte des Dünndarms erkennt man nur wenige stark gekrauste, longitudinal verlaufende Hauptfalten, die rautenförmige Bezirke mit seitlichen Zweigen begrenzen. In den Zwischenräumen finden sich ziemlich dichtstehende niedrige Falten, die ganz unregelmäßig wellenförmig verlaufen und nur vereinzelt zu einem Netz sich verbinden. Nicht bloß die groben, sondern auch die feineren Fältchen tragen an ihrem freien Rand gelegentlich Ausschnitte, so daß das Bild sehr unregelmäßig sich darstellt. Im weiten Enddarm besteht dann wieder ein sehr unregelmäßiges doppeltes Netzwerk, dessen gröbere Falten an Höhe wechseln und hie und da kurze Fortsätze an ihrem freien Rande tragen.

## 82. *Labrus bergylta* (PILLIET 1885, p. 306).

Die Innenfläche des Darmes weist blumenkohlartige, sehr lange und komplizierte Faltungen auf, die ziemlich weite Hohlräume begrenzen und sich nach hinten vereinfachen.

**\*\*83. *Labrus merula*.** Gesamtlänge 385 mm, Herzspitze bis After 110 mm.

Der Darmkanal ist sehr einfach gebaut. Er stellt einen mittellangen, anfangs sehr weiten, dann allmählich, aber nicht bedeutend verengten Schlauch mit ziemlich kräftigen muskulösen Wandungen dar. Sein erster, der Speiseröhre und dem Magen entsprechender Abschnitt zieht erst gerade kaudalwärts und bildet dann eine nach hinten konvexe Schlinge. Ein Blindsack, sowie Appendices pyloricae fehlen. Es folgt dann eine kurze, nach vorn konvexe Duodenalschlinge und ein ziemlich gerade nach hinten ziehender Darm, der wenige Centimeter oberhalb des Afters durch eine kleine Einschnürung den Sitz einer kräftigen Klappe anzeigt, welche Dünndarm und Dickdarm gegeneinander abgrenzt. Teile aus verschiedenen Abschnitten des Darmkanals wurden in Formol ausgebreitet.

Ziemlich grobe, am freien Rande leicht gezackte Schleimhautfalten bilden am Beginn des Dünndarms ein Netzwerk mit weiten, unregelmäßigen polygonalen Maschen. Diese letzteren werden in kleinere Bezirke zerlegt durch feine Fältchen, die von den gröberen ausgehen, teils frei endigen, teils mit benachbarten zu einem engen Maschenwerk verbunden sind. Dasselbe Verhalten besteht auch noch in der Mitte des Dünndarms und erhält sich bis zu dessen Ende an der Dickdarmklappe, nur werden die Falten etwas niedriger. Auch im Enddarm findet sich ein Faltennetz, das aber sehr unregelmäßig sich darstellt. Die Maschenräume sind von



wechselnder Größe und die Falten von sehr verschiedener Höhe, ohne aber deutlich in ein gröberes und feineres Netz zu zerfallen.

**\*\*84. *Labrus festivus*.** Gesamtlänge 380 mm, Herzspitze bis After 105 mm.

Der Darmkanal ist ein ziemlich gleichmäßiges, recht weites Rohr, das fast gerade gestreckt zum After geht. Es zeigt keine bemerkenswerten Erweiterungen oder Verengerungen und läßt äußerlich keine Sonderung in einzelne Abschnitte wahrnehmen. Seine Länge ist im Vergleich mit den anderen untersuchten Labriden sehr gering, die Wandung im ganzen kräftig. Mehrere Stücke aus Anfang, Mitte und Ende des Darmes wurden in Formol fixiert.

Das Schleimhautrelief ist am Anfang des Darmes ein recht ausgeprägtes. Es finden sich hier ziemlich hohe und dicht aneinander stehende Falten, die krausenförmig gefaltet und an ihrem Rande etwas eingeschnitten sind. Diese Falten laufen vorwiegend longitudinal und umschließen mit seitlichen Zweigen ziemlich große, rautenförmige oder polygonale Räume, welche durch feinere Fältchen, die stellenweise wieder zu Netzen verbunden sind, in Unterabteilungen zerlegt werden. Weiterhin werden die Falten niedriger und einfacher, die Längsrichtung derselben schwindet, tritt aber im Endstück wieder deutlicher hervor. Im übrigen sind die Falten hier von geringer Höhe, glattrandig und nicht krausenartig gefaltet. Die Maschen des groben, sowie des ziemlich unvollständigen feineren Netzes sind relativ weit.

Zertrümmerte Muschelschalen waren im Darminhalt von *Labrus merula* zu erkennen, während ich bei *Labrus festivus* nur einen weißen, milchig-breiigen Inhalt und einen langen grünen Pflanzenteil beobachtete.

**85. *Crenilabrus fuscus* (RATHKE 1837, p. 350, 351).**

Bei dieser und anderen Arten bildet die Schleimhaut des Mitteldarms ein ziemlich weitmaschiges, unregelmäßiges Netzwerk. „Sind die Falten des Netzwerkes sehr hoch, wie das namentlich am vorderen Teil des Mitteldarms bei den *Crenilabren* der Fall ist, so findet man sie am Rande meistens gekräuselt.“ Von diesen hohen Falten gehen im vorderen Darmteil von *Crenilabrus fuscus* und *perspicillatus* zahlreiche zum Teil dreiseitige, zum Teil zungenförmige Auswüchse ab, die einige Ähnlichkeit mit den Darmzotten höherer Wirbeltiere haben. Bei manchen *Crenilabren* verschwinden im hinteren Teil des Mitteldarms die quergehenden Verbindungsfalten des Netzwerkes, und an seine Stelle treten mehr oder weniger

zickzackförmig verlaufende Längsfalten. Im Afterdarm mancher *Crenilabren* findet sich ein doppeltes Netzwerk, „d. h. ein solches, welches aus größeren Maschen besteht, in denen einige kleinere und aus niedrigeren Falten bestehende Maschen eingeschlossen sind“.

86. *Crenilabrus perspicillatus* (RATHKE 1837, p. 350, 351).

Vergl. die Angaben unter *Crenilabrus fuscus*. Die Nahrung von *Crenilabrus melops* besteht nach BREHM (1892, p. 200) fast ausschließlich aus kleinen Krebstieren. Dies ist die einzige mir zur Verfügung stehende Mitteilung über die Ernährung der *Crenilabren*.

87. *Coriscus rostratus* (lamarkii?) (sublet CUVIER 1835, p. 365).

Ein gesonderter Magen und Appendices pyloricae fehlen. Der Darm ist kurz und dünnwandig. Seine Innenfläche bildet Zickzackfalten.

Eingehendere Mitteilungen über die Ernährung dieses Fisches waren mir nicht zugänglich.

88. *Coris* (*Labrus*) *julis* (CUVIER 1835, p. 364).

Der Magen ist rudimentär, der Darm kurz und weit. Auf seiner Innenfläche stehen breite, zahlreiche, im Zickzack verlaufende Längsfalten, die durch kleine Querbrücken untereinander in Verbindung stehen. Im Enddarm werden die Faltungen unregelmäßig. Die Befunde sind sehr ähnlich denen bei den Labriden.

Die Nahrung besteht aus Schaltieren und jungen Fischen (BREHM 1892, p. 201).

89. *Novacula* (MECKEL 1829, p. 251).

Der Magen entbehrt eines Blindsackes und ist äußerlich nicht vom Darm zu unterscheiden. Appendices pyloricae fehlen. Der Darm ist kurz, wenig gewunden, dünnhäutig. Seine Innenfläche ist mit Längsfalten versehen. Nach hinten zu werden die Vorsprünge allmählich niedriger, verschwinden aber nicht ganz in dem relativ sehr langen Dickdarm.

In keinem der von mir benutzten Sammelwerke fand ich Angaben über die Ernährung dieses Fisches.

### XXIII. Pomacentridae.

90. *Pomacentrus castaneus* (Castagnole de la méditerranée CUVIER 1835, p. 352).

Der mit 5 Appendices pyloricae versehene, ziemlich kurze Darm erscheint an seiner Innenfläche sammetartig durch kegelförmige, borstenartige (sétacés) gedrängte Papillen.

Die Pomacentridae leben nach GÜNTHER (1886, p. 374) „hauptsächlich von kleinen Meerestieren, und diejenigen, welche zusammengedrückte Zähne haben, scheinen von den kleinen Zoophyten zu leben, welche die Bänke bedecken, um welche herum diese ‚Korallenfische‘ in Menge vorkommen“. (Desgl. LEUNIS 1883, p. 704; BREHM 1892, p. 196.)

#### XXIV. Chromidae.

##### 91. *Chromis niloticus*.

Den Magen beschreibt MECKEL (1829, p. 251) als weiten, länglich-runden Blindsack. In den sehr langen Darm münden nach CUVIER (1835, p. 365) 2 Appendices pyloricae. Die Schleimhaut bildet nach MECKEL schwache Längsfalten, nach CUVIER ein Faltennetz mit polygonalen Maschen.

Die Gattung *Chromis* gehört zu derjenigen Gruppe der Chromidae, welche mehr oder weniger gelappte Zähne und viele Darmwindungen besitzen. Diese bezeichnet GÜNTHER (1886, p. 381) als Pflanzenfresser, während die anderen Fleischfresser sind.

#### b) Malacopterygii.

##### I. Cyclopteridae.

##### 92. *Cyclopterus lumpus*.

Auf den weiten, rundlichen Magen mit ansehnlichem Blindsack folgt ein mäßig langer, enger Darm mit 7—8 (MECKEL 1829, p. 263) resp. etwa 6 (CUVIER 1810, p. 528) vielfach verzweigten Appendices pyloricae. Die Innenfläche zeigt parallele Längsfalten nach allen Angaben (RUDOLPHI 1802, p. 76; CUVIER 1810, MECKEL 1829, CUVIER 1835, p. 387). Im Dickdarm sind nach CUVIER die Falten gröber, weniger regelmäßig und verästelt.

Der Sechase ist Fleischfresser (GÜNTHER 1886, p. 343), und zwar lebt er nach LEUNIS (1883, p. 691) von Fischlaich, Mollusken und kleinen Krebsen; nach BREHM (1892, p. 139) nimmt er auch Quallen, Muschelfleisch und Würmer, anscheinend nur vereinzelt auch kleine Fische.

##### 93. *Lepadogaster biciliatus* (RATHKE 1837, p. 349).

Im ganzen Darm finden sich mehr oder weniger stark ge-



schlingelt verlaufende Längsfalten, die ziemlich häufig durch seitliche Ausläufer untereinander verbunden sind.

Die Gattung *Lepadogaster* wird von LEUNIS (1883, p. 700) zu den fleischfressenden *Gobiesocidae* gestellt. Sie leben nach BREHM (1892, p. 178) von kleinen Krustern und ähnlichen Meertieren, auch wohl kleinen Fischen.

## II. *Gadidae*.

Alle *Gadidae* sind Fleischfresser (LEUNIS 1883, p. 709).

### 94. *Gadus morrhua*.

Der Magen ist nach MECKEL (1829, p. 268) bei *Gadus* und verwandten Gattungen länglich-rund, meist ohne großen Blindsack. Der Pförtnerteil ist kurz, der Darm mäßig lang und dünnwandig. Er besitzt gewöhnlich 4—6, bei *G. morrhua* nach CUVIER 6 Öffnungen von stark verzweigten *Appendices pyloricae*. Seine Schleimhaut ist nach RUDOLPHI (1802, p. 64) und MECKEL mit schwachen netzförmigen Falten versehen, die niedrige rundliche Grübchen umschließen, während sie CUVIER (1810, p. 531; 1835, p. 382), MILNE EDWARDS (1860, p. 388) und OWEN (1866, p. 421) als glatt oder fast glatt, abgesehen von einigen Runzeln an den Stellen, wo der Darm sich umbiegt, bezeichnen.

Der Kabeljau ist ein überaus gefräßiger Fisch. Als Nahrung dienen ihm Fische (besonders *Mallotus villosus* und Heringe, auch Stichlinge), ferner Schal-, Weich- und Krebstiere (namentlich Tintenschnecken). Er schnappt aber auch nach vollkommen ungenießbaren Dingen, verschlingt Tang und Seegras und verschont auch seine eigenen Jungen nicht (BREHM 1892, p. 210).

95. *Merlangus merlangus*? (lieu, merlan CUVIER 1835, p. 382).

In den mit dicken Wandungen versehenen Darm münden zahlreiche *Appendices pyloricae* mit 4 Öffnungen. Die Schleimhaut hat eine glatte Oberfläche.

Dieser Fisch ernährt sich mit Krustern, Würmern und kleinen Fischen (BREHM 1892, p. 214).

96. *Merlangus (Gadus) pollachius* (MILNE EDWARDS 1860, p. 388).

Die Innenfläche des Darmes ist fast glatt.

### \*97a. *Merlucius (Gadus) merlucius*.

Der länglich-runde Magen besitzt nach MECKEL (1829, p. 268) einen sehr ansehnlichen länglichen Blindsack und einen kurzen

Pförtnertheil. Es findet sich nur eine ansehnliche Appendix pylorica. Der mäßig lange Darm zeigt nach MECKEL an seiner Innenfläche ein schwaches Faltennetz mit rundlichen flachen Maschen. Dagegen fand CUVIER (1810, p. 530, 531; 1835, p. 383) am Beginn breite, gefranste Falten, die mit kleinen Seitenästen rautenförmige Räume umschließen. Gegen den Mastdarm werden die Falten schmaler und stellen hier nur Runzeln dar, die aber gleichfalls noch teilweise zu Rauten zusammentreten. Teilweise schwinden die Seitenäste, und es bleiben dann nur noch Längsfalten bestehen.

Das erste der beiden von mir untersuchten Exemplare hat eine Gesamtlänge von 364 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 85 mm. Der Magen beginnt mit einer ziemlich kurzen und mäßig weiten Pars cardiaca und setzt sich fort in einen langgestreckten, schlauchförmigen Blindsack. Die Pars pylorica liegt dicht neben der Pars cardiaca, ist eng und kurz. Der Anfang des Darmes gleich hinter dem Pylorus ist ziemlich weit. In ihn mündet eine einzige plumpe Appendix pylorica. Dann nimmt das Lumen des Darmes allmählich ab und wird im Endabschnitt nahe dem After recht eng. Die Länge des Darmes ist gering, seine Wandung besonders am Anfang dünn und zart. Er bildet je einen kurzen absteigenden und aufsteigenden Schenkel und setzt sich dann mit geringen Windungen zum After fort. Eine Sonderung in einzelne Abschnitte ist äußerlich nicht zu erkennen.

Aus verschiedenen Abschnitten des Darmkanals entnommene und in Formol fixierte Stücke zeigen, daß Längsfalten das vorwiegende Relief der Darmschleimhaut darstellen. Am Beginn des Dünndarms sind die Längsfalten ziemlich hoch, gerade und glatt mit abgerundetem freien Rand. Die Hauptfalten stehen spitzwinklig miteinander in Verbindung, so daß sie rautenförmige Felder umschließen. In diese laufen kleinere seitliche Falten hinein, die zum Teil untereinander anastomosieren und so ein spärliches unregelmäßiges Netz mit nicht sehr engen, polygonalen Maschen herstellen. Weiterhin geht das Hauptnetz fast verloren. In der Mitte des Dünndarms erkennt man noch die Hauptfalten, die niedriger geworden sind und meist in Zickzacklinien verlaufen, und in den Räumen zwischen ihnen ganz niedrige Seitenfalten, die gelegentlich frei auslaufen, ohne ein Netzwerk zu bilden. Im Enddarm nehmen die Hauptlängsfalten wieder ihren geraden Verlauf an. Sie sind von geringer Höhe und begrenzen rautenförmige, flache Bezirke, die von einem ganz zarten und engmaschigen Netz feinsten Schleimhautfältchen bedeckt werden.

\*97 b. Gesamtlänge 302 mm, Herzspitze—After 75 mm (3 Figuren auf Taf. XVII).

Das makroskopische Verhalten des Magendarmkanals weicht in einigen der Erwähnung werten Punkten von dem des oben geschilderten Exemplars ab. Der Anfang des Magenblindsackes ist hier viel breiter, durch Nahrungsbestandteile ausgedehnt, nur das Endstück erscheint schlank und gestreckt. Der Darm ist viel kürzer als bei dem ersterwähnten Exemplar. Er zieht, abgesehen von einer kleinen Krümmung, fast gerade vom Pylorus zum After. Etwa 2 cm oberhalb des letzteren deutet eine ringförmige Einschnürung die Grenze zwischen Dünndarm und Dickdarm an. Letzterer hat eine feste Muskelwand

In Formol fixierte Präparate aus verschiedenen Abschnitten des Darmkanals zeigen ein Relief der Darminnenfläche, das ganz mit dem oben geschilderten Exemplar No. 97 a übereinstimmt, nur am Anfang noch etwas stärker ausgeprägt ist.

Die überaus gefräßigen Meerhechte leben von Fischen, und zwar vorwiegend von *Alosa sardina* (BREHM 1892, p. 216). Das eine der von mir untersuchten Exemplare enthielt im Magen einen frischen, zusammengekrümmten, ca. 11 cm langen *Smaris vulgaris*. Der Darminhalt bildet bei beiden Tieren einen weichen, sehr zähen Brei.

#### 98. *Lota (Gadus) lota (vulgaris)*.

YUNG und FUHRMANN (1900, p. 336) schildern den Magen als weit und schlingenförmig, im wesentlichen aus Pars cardiaca und pylorica nebst ganz kurzem Blindsack bestehend. Die Zahl der Appendices pyloricae gibt CUVIER (1835, p. 383) auf 24 an, nach YUNG und FUHRMANN kommen deren 14—15 vor, die mit 2—4 Öffnungen in den Anfang des Darmes münden. Der Dünndarm ist lang, seine Innenfläche erscheint guillockiert durch Zottenbildungen, die bei Lupenbetrachtung ein sammetartiges Aussehen darbieten. RUDOLPHI (1802, p. 76) nennt die Darmschleimhaut gefaltet, wie bei anderen Fischen, nach CUVIER bildet sie ein feines Netz, nach EDINGER (1877, p. 681) ist hier ein engmaschiges Netz von Schleimhautfalten am reichlichsten ausgebildet, ähnlich wie bei den meisten Cyprinoiden und *Gonostoma denudatum*.

Die Aalquappe bezeichnet BREHM (1892, p. 217) als einen der ärgsten Räuber der Gewässer. Sie lebt in der Jugend von Fischlaich, Würmern und anderen kleinen Wassertieren, später von kleineren Fischen, die eigene Brut nicht ausgenommen, und vergreift sich bei Mangel an anderer Nahrung auch an den



schwächeren Artgenossen (LEUNIS 1883, p. 712; SCHMIEDEKNECHT 1906, p. 380).

99. *Motella tricirrata* (*Gadus jubatus*) [RATHKE 1837, p. 349, 350].

Im ganzen Mitteldarm bilden Schleimhautfalten ein ganz einfaches, sehr regelmäßiges und äußerst zierliches Netzwerk mit ganz engen Maschen. Im Afterdarm aber finden sich mehr oder weniger geschlängelt verlaufende Längsfalten, die ziemlich häufig untereinander durch seitliche Ausläufer verbunden sind.

Die Beute dieses Fisches bilden Krebse und kleine Fische (BREHM 1892, p. 220).

\*\*100. *Motella maculata*. Gesamtlänge 215 mm, Herzspitze—After 64 mm.

Der Magen beginnt mit einer außerordentlich langen und weiten Pars cardiaca. An diese schließt sich ein ziemlich kleiner kegelförmig zugespitzter Blindsack, dessen Ende fast bis zum Ende der Bauchhöhle reicht. Dicht neben der Mündung der Pars cardiaca entspringt vom oberen Ende des Magenblindsackes eine sehr kurze und enge Pars pylorica. Jenseits des Pylorus ist der Beginn des Dünndarms, den zahlreiche Appendices pyloricae umgeben, recht weit. Allmählich nimmt nach dem After zu das Lumen ab und ganz am Ende wieder stark zu. Der Darm ist von mittlerer Länge. Er besteht aus einem absteigenden und aufsteigenden Schenkel und einem zum After absteigenden Endstück. Alle diese Abschnitte zeigen geringe Windungen. Eine scharfe äußere Grenze zwischen Dünn- und Dickdarm fehlt. Die Wandungen des Darmes sind dünn, erst kurz vor dem After tritt eine Verstärkung der Muskulatur auf. Stücke aus verschiedenen Hauptabschnitten des Darmes wurden in Formol ausgebreitet.

Die Vergrößerung der Darminnenfläche durch Faltungen ist eine außerordentlich geringe. Es besteht ein sehr enges, feines Faltennetz mit ganz oberflächlichen rundlich-polygonalen Maschenräumen, das am Beginn des Dünndarms kaum stärker hervortritt als in der Mitte. In dem erweiterten Endabschnitt des Darmes ist dies Netz verschwunden. Hier erkennt man nur einige schwache Längsfalten und zwischen ihnen hier und da isolierte Stückchen von Querfalten.

Im Magen des von mir untersuchten Exemplars fand ich einige kleine Krebse.

**\*\*101. *Phycis mediterraneus*.** Gesamtlänge 396 mm, Herzspitze—After 88 mm (Figur auf Taf. XVII).

Beim Eröffnen der Bauchhöhle scheint der Magen vollkommen zu fehlen, er ist anscheinend in die weit geöffnete Mundhöhle vorgestülpt. In der Bauchhöhle findet sich nur ein langer, in mehrere Schlingen gelegter Dünndarm, der aber noch deutlich eine Anordnung in einen absteigenden und aufsteigenden Schenkel und ein absteigendes Endstück erkennen läßt. Der Dünndarm ist durchweg eng, am Anfang mit zahlreichen langen und schlanken Appendices pyloricae versehen. Etwa 5 cm oberhalb des Afters geht unter allmählicher Zunahme des Lumens und Verdickung der Muskelwand der Dünndarm in den Dickdarm über. Stücke aus Anfang und Mitte des Dünndarms sowie aus dem Enddarm wurden in Formol ausgebreitet.

Das Dünndarmrelief ist ein äußerst zartes. Es besteht hier ein gleichmäßiges feines Netzwerk mit ganz engen, flachen, runden Grübchen. Diese sind anscheinend am Beginn des Dünndarms etwas weiter und werden nach hinten zu immer enger. Sie sind auch noch im Enddarm zu erkennen und hier so fein und eng, daß sie wie Drüsenmündungen aussehen. Daneben kommen im Dickdarm noch einige gröbere unregelmäßige Längsfalten vor und zwischen ihnen einige Andeutungen von Quersfalten. Auf diese größeren Faltenbildungen setzt sich das feine Relief unverändert fort.

Ueber die Ernährung dieses Fisches konnte ich keine näheren Mitteilungen auffinden. Auch der Darminhalt des von mir untersuchten Exemplars gab darüber keine Auskunft.

### III. *Pleuronectidae*.

Die Flachfische sind sämtlich fleischfressende Räuber (LEUNIS 1883, p. 714; GÜNTHER 1886, p. 395), „die großen Arten unter ihnen, die sich selbst an Fische von der Größe des Kabeljaus wagen, sehr kühne, die kleineren, die sich mit Krebsen verschiedener Art, Muscheln und Würmern genügen lassen, wenigstens äußerst gefräßige Raubfische. In der Mordlust und Raubgier kommen sich die großen wie die kleinen gleich. Sie verfolgen jede Beute, die sie bewältigen zu können glauben, und scheuen sich auch nicht, schwächere der eigenen Art anzufallen: unter den norwegischen Fischen gilt es als ausgemacht, daß die Verletzungen der flachen Seiten und der Schwanzgegend, die man so oft bei ihnen bemerkt, von größeren Stücken derselben Art her-

rühren. Selbst die schlimmsten Feinde der Familie, Seewölfe und Rochen, finden in den großen Arten Vergelter und Rächer; der Heilbutt namentlich gilt als ein Verfolger der fast in derselben Weise wie er lebenden Rochen“ (BREHM 1892, p. 230).

102. *Limanda limanda* (CUVIER 1810, p. 535; 1835, p. 385).

Die Schleimhaut bildet im vorderen Darmteil leichte Falten, die unter Umschließung rautenförmiger Felder miteinander in Verbindung treten. Nach hinten zu wird die Oberfläche glatt.

103. *Platessa platessa* (CUVIER 1810, p. 535).

Der Magen stellt nicht, wie beim Steinbutt, einen Blindsack dar, sondern bildet mit dem Darmkanal einen fortlaufenden Kanal.

Die Innenfläche des Darmes verhält sich wie bei *Rhombus maximus*.

104. *Flesus (Pleuronectes) flesus*.

Der mit 2 Appendices pyloricae versehene Darm ist von mittlerer Länge. An seiner Innenfläche finden sich nach CUVIER (1835, p. 385) dicht gedrängte Längsfalten, die krausenförmig gefaltet sind, mit guirlandenartigem, auch ausgefranstem freien Rand. Anfangs breit, werden die Falten nach hinten zu schmaler, weniger zahlreich und zickzackförmig. Im Rectum beobachtete CUVIER nur einige leichte Querfalten. RUDOLPHI (1802, p. 66) gibt an, daß jenseits des cylindrischen Magens 3 sehr kurze Appendices pyloricae einmünden. Die innere Oberfläche des Darmes trägt netzförmig verbundene Schleimhautfalten, die selbst wieder fein gefaltet sind und gegen den Mastdarm schwächer werden.

105. *Flesus (Pleuronectes) passer* (RUDOLPHI 1802, p. 67).

Die Befunde sind dieselben wie bei *Fl. flesus*.

106. *Solea solea*.

Bei der Gattung *Solea* ist nach MECKEL (1829, p. 265, 268) der Magen sehr länglich und äußerlich nicht vom Darm zu unterscheiden. Letzterer ist dünnwandig (CUVIER) und hier weit länger als bei anderen Pleuronectiden. Appendices pyloricae fehlen. Die Schleimhaut bildet ein Netz von vorwiegend längsverlaufenden Falten mit rautenförmigen Maschen. Dieses Netz ist nach MECKEL bei *Solea* niedriger als bei verwandten Gattungen. Bald geht es in einfache Längsfalten über, die allmählich verschwinden, so daß der Enddarm im Gegensatz zu den Befunden bei anderen Pleuronectiden innen glatt erscheint. MECKEL meint, „daß also auf



merkwürdige Weise die Länge und die Entwicklung der inneren Oberfläche des Darmes hier auffallend im Gegensatz stehen“.

Während die Befunde von CUVIER (1810, p. 535; 1835, p. 386) den Angaben von MECKEL nicht widersprechen, fand EDINGER (1877, p. 681) bei *S. solea* im ganzen Darm nur im Zickzack verlaufende Längsfalten, die nicht untereinander in Querverbindung stehen.

107. *Pleuronectes nasutus* (RATHKE 1837, p. 349, 351).

Dicht hinter dem Pylorus findet sich zwischen den Längsfalten der Schleimhaut auf eine kurze Strecke ein zartes Netzwerk, weiterhin ziehen im Mitteldarm leicht zickzackförmig gebogene, fast gar nicht unterbrochene Längsfalten herab.

108. *Pleuronectes luscus* (RATHKE 1837, p. 350).

Die Schleimhaut des Mitteldarms bildet weniger regelmäßig als bei *Uranoscopus scaber* und *Trachinus draco* ein doppeltes Netzwerk von Falten.

109. *Rhombus maximus (aculeatus)*.

Bei der Gattung *Rhombus* ist nach der Schilderung von MECKEL (1829, p. 267) der Magen verhältnismäßig weit und groß, er „steigt bis zum unteren Rande der Bauchhöhle, dicht hinter dem After herab, läuft in einen kurzen, stumpf zugespitzten, nach vorn gewandten Blindsack aus und geht durch einen deutlichen, bei *Rh. rhombus* verhältnismäßig langen Pförtnertheil, der sich nach oben wendet, in den Darm über“. Der Darmkanal ist nicht sehr lang, er trägt bis zu 5 *Appendices pyloricae*. Die Innenfläche des Dünndarms ist im Anfang netzförmig gefaltet mit bedeutendem Vorherrschen der Längsfalten. „Dann wird das netzförmige Gewebe schwächer und geht bei einigen — in Längenfalten über. Bei den meisten übrigen entwickelt es sich in der Mitte des Dünndarms wieder stärker, verschwindet gegen das Ende desselben und wird im Dickdarm durch sehr lange, quer im Zickzack stehende, nach hinten gerichtete Falten ersetzt.“ Auch RUDOLPHI (1802, p. 67) fand bei *Rh. maximus* netzförmig verbundene Längsfalten mit gekraustem Rand, wie bei *Flesus flesus*, nur größer. Beim Steinbutt sei aber auch im Mastdarm ein krauses Netz anastomosierender Fältchen vorhanden, die größer sind als im übrigen Darmkanal. Nach CUVIER (1810, p. 534; 1835, p. 386) besitzt der Darm von *Rh. maximus* 2 *Appendices pyloricae*. Seine innere Oberfläche trägt zahlreiche feine, dicht gedrängt stehende, gefranste Plättchen, die bald an Zahl und Umfang abnehmen und

im Rectum durch breite, dicke Falten mit glatter schleimiger Oberfläche ersetzt werden. CUVIER (1810, p. 544) weist auch auf eine Angabe von HEWSON hin, wonach im Darm des Steinbutts die Zotten größer seien als im Vogeldarm. OWEN (1866, p. 421) läßt die Innenfläche mit schräg longitudinal oder wellig verlaufenden Falten, PILLIET (1885, p. 304) mit sehr hohen anastomosierenden Falten, die tiefe Gruben umschließen, bedeckt sein. Nach EDINGER (1877, p. 682) finden sich im Enddarm von *Rhombus aculeatus* besonders lange, zottenartige Auswüchse, die sonst bei Teleostiern selten seien.

#### IV. Cyprinidae.

Die Cypriniden leben sowohl von tierischen (Würmer, Insektenlarven) wie von pflanzlichen, lebenden und abgestorbenen, faulenden Stoffen. Nur wenige sind ausschließlich Pflanzenfresser (CUVIER 1835, p. 366; LEUNIS 1883, p. 726; GÜNTHER 1886, p. 421; BREHM 1892, p. 246; SCHMIEDEKNECHT 1906, p. 390).

##### \*110. *Cyprinus carpio* (2 Figuren auf Taf. XVII).

Der Speisekanal der Cypriniden ist nach MECKEL (1829, p. 275) und CUVIER (1835, p. 366) sehr einfach gestaltet, von mittlerer Länge, mit einer mäßig dicken Muskelhaut versehen. Der Magen läßt sich äußerlich vom Darm nicht abgrenzen. Die Schleimhaut zeichnet sich durch reichliche Schleimsekretion aus. „Die Oberfläche der inneren Haut wird schon dicht hinter der kurzen Speiseröhre durch Vorsprünge vergrößert, und man kann daher auch in ihrer Anordnung, welche sich durch den ganzen Speisekanal erstreckt, keine Grenze zwischen Magen und Darm erkennen. Meistens bilden diese Vorsprünge dichtstehende, im Zickzack so gewunden verlaufende Falten, daß man alle Richtungen, die queren, geraden und schiefen, wahrnimmt, ohne daß sie sich jedoch durch Zwischenstreifen verbinden. Meistens sind indessen die Falten mehr oder weniger deutlich, vorzüglich hinten, quer. Sehr allgemein nehmen sie von vorn nach hinten, sowohl an Höhe als Zahl, besonders in ersterer Hinsicht, bedeutend ab, und eben deshalb kann man ihre Richtung im hinteren Teile des Darmes besser erkennen“ (MECKEL 1829). Nach CUVIER (1835) sind die sehr unregelmäßig verlaufenden Zickzackfalten bisweilen durch kleinere entgegengesetzte Falten vereinigt; die Faltungen sind im Anfangsabschnitt des Darmes am ansehnlichsten und zahlreichsten und nehmen dann nach hinten zu ab. Nahe dem Anus sollen sie wieder größer

werden und in anderer Richtung verlaufen als im übrigen Darm. Nach einer älteren Angabe von CUVIER (1810, p. 539) ist die Schleimhautoberfläche des Cyprinidendarms am gewöhnlichsten „zottig und im Zickzack gefaltet“. Auch MECKEL erwähnt eine Mitteilung von RATIKKE (1824, p. 71, 75), wonach im Darm mancher Cypriniden Zotten vorkommen. Nach EDINGER (1877, p. 681) ist dagegen bei den meisten Cypriniden ein engmaschiges Netzwerk von Schleimhautfalten sehr reichlich ausgebildet.

Was nun das Schleimhautrelief von *Cyprinus carpio* im besonderen betrifft, so gleicht dieses nach RUDOLPHI (1802, p. 74) dem von *Idus idus*. Er bildet es auf Taf. VIII, allerdings recht unvollkommen, ab und schildert es folgendermaßen: „Die innerste Haut ist auf eine gar zierliche Art netzförmig gefaltet. Man glaubt zuerst nur dicht aneinander liegende, im Zickzack laufende Querfalten zu sehen und die größte Regelmäßigkeit hierin zu finden; bei größerer Aufmerksamkeit aber findet man, daß die Fältchen untereinander anastomosieren.“ Gleichzeitig erwähnt RUDOLPHI (p. 79) als irrig die von HEDWIG (1797) gegebene Beschreibung und Abbildung von Zotten im Karpfendarm. Ein sehr feines Netz von Schleimhautfalten mit tiefen Grübchen, das nach hinten immer feiner und oberflächlicher, ganz nahe dem After aber wieder stärker wird, beschreiben auch CUVIER (1810, p. 539; 1835, p. 367) und MILNE EDWARDS (1860, p. 388) im Darmkanal des Karpfens. MECKEL (1829, p. 276) fand beim Karpfen ebenfalls ein Faltennetz abweichend von seinen Beobachtungen bei den meisten anderen Cypriniden, steht aber insofern im Gegensatz zu CUVIER und MILNE EDWARDS, als er die Netzmaschen als sehr feine, niedrige, einfache, rundliche Grübchen bezeichnet, während die beiden anderen Autoren sie gerade als sehr tiefe Krypten schildern. In der Nähe des Afters sah MECKEL höhere, wellenförmige Querfalten, CUVIER dagegen etwas größere Netzmaschen.

Das von mir untersuchte Exemplar hat eine Gesamtlänge von 456 mm. Der Darm ist ziemlich lang, bildet mehrere große Windungen und läßt äußerlich keine scharfe Sonderung in einzelne Abschnitte erkennen. Der Anfangsabschnitt ist etwas weiter, dann nimmt der Durchmesser allmählich ab und wird gegen das Ende wieder größer. Abschnitte aus Anfang, Mitte und Ende des Darmkanals wurden in Formol ausgebreitet.

Das Schleimhautrelief ist durch den ganzen Darm hindurch ein gleichartiges und außerordentlich gleichförmiges. Es findet sich ein Netz von Falten mit ganz engen, rundlich-polygonalen



Maschen. Am Beginn des Darmes sind die Falten hoch, die von ihnen umschlossenen Grübchen demnach tief. Gegen das Ende zu werden die Falten immer niedriger, die Grübchen immer flacher.

Nach der Schilderung von BREHM (1892, p. 249) durchzieht der Karpfen die seichteren Stellen seiner Wohngewässer, „zwischen den Wasserpflanzen, nach Kerbtieren und Gewürm, sowie nach Pflanzenstoffen umherspähend oder den Schlamm nach ähnlichen Stoffen durchwühlend. Seine hauptsächlichste Nahrung besteht wohl in kleinem Getier, namentlich in Würmern, Larven und Kerbtieren oder selbst Lurche und ähnlichen Wasserbewohnern; er beschränkt sich jedoch keineswegs auf diese Nahrung, sondern frisst auch sehr gern Pflanzenstoffe, vermoderte Teile der Wasserpflanzen selbst, faulige Früchte, gekochte Kartoffeln, Brot etc. In den Zuchtteichen pflegt man ihn mit Schafmist zu füttern, was, streng genommen so viel sagen will, daß man durch den Mist Kerbtiere und Gewürm herbeilockt; denn diese, nicht aber der Mist, den er freilich auch mitverschluckt, geben ihm die geeigneten Nahrungsstoffe. Beim Wühlen im Schlamm nimmt er erdige Bestandteile mit auf, ja diese scheinen für seine Verdauung notwendige Bedingung zu sein. Im Meere nährt er sich wahrscheinlich hauptsächlich von Würmern und kleinen Muscheltieren.“ Salatblätter und andere saftige Pflanzen ähnlicher Art sollen nach GÜNTHER (1886, p. 422) dem Karpfen besonders angenehm sein und ihn rascher fett machen als irgend ein anderes Futter. Ähnliche Mitteilungen machen in aller Kürze LEUNIS (1883, p. 727) und SCHMIEDEKNECHT (1906, p. 393).

111. *Cyprinus chrysoprasi* (RATHKE 1837, p. 349).

Fast durch den ganzen Darmkanal ziehen im Zickzack verlaufende Falten, die auch mitunter unterbrochen sind.

112. *Cyprinus niloticus* (CUVIER 1810, p. 541; 1835, p. 369).

Die Darmschleimhaut bildet ein Relief von Zickzackfalten.

113. *Carassius carassius* (RUDOLPHI 1802, p. 75).

Die Innenfläche des Darmes zeigt ähnlich den anderen Cypriniden ein zum Teil sehr schönes Netz von Querfalten.

Die sehr anspruchslose Karausche nährt sich nach BREHM (1892, p. 252) hauptsächlich von Würmern, Larven, faulenden Pflanzenstoffen und Schlamm. GÜNTHER (1886, p. 423) gibt an, daß sie Teiche von dem Uebermaße vegetabilischen Wachstums freihält.

\*114. *Barbus barbus* (Figur auf Taf. XVII).

Die Schleimhaut des relativ langen Darmes ist nach CUVIER (1810, p. 540) „mit feinen Zotten besetzt und der Länge nach im Zickzack gefaltet. Im vorderen Drittel stehen die Zotten, gegen das Ende des Darmkanals dagegen die Falten viel dichter aneinander. Die letzteren haben hier das Aussehen von Rinnen, die mit seitlich ineinander greifenden Zähnen versehen sind.“ MECKEL (1829, p. 276) und RATHKE (1837, p. 349, 351) widersprechen dieser Darstellung. Sie fanden keine Zotten, sondern im ganzen Darm zickzackförmig verlaufende, hier und da auch unterbrochene Falten. Diese sind nach MECKEL viel länger und zahlreicher als bei den anderen von ihm untersuchten Cypriniden, und die Täuschung CUVIERS „entsteht nur durch die Zahl, Länge und viel stärkere Windung derselben im Anfangsteile, während sie im hinteren Teile weniger zahlreich, kürzer und querer stehen“. In ähnlicher Weise äußert sich auch CUVIER (1835, p. 368) in einer späteren Schilderung. Er gibt an, daß die Falten vorwiegend im Zickzack longitudinal verlaufen, breit, dick und dicht aneinander gedrängt sind mit abgerundetem, nicht gefranstem freien Rand. Nahe dem Anus aber sollen einige aufgerichtete Hauptfalten eine Art Zähnen an den Seiten tragen, die sich abwechselnd zwischen die Zähnen der benachbarten Falten einschieben.

Das von mir untersuchte Tier hat eine Gesamtlänge von 540 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 220 mm. Die einzelnen Abschnitte des Darmkanals sind äußerlich nicht deutlich von einander geschieden. Der mit kräftigen muskulösen Wandungen versehene Darm ist nicht sehr lang (etwa 70 cm), in mehrere Windungen gelegt. Der als Magen zu deutende Anfangsteil ist ziemlich weit und geht unter allmählicher Verengung in den Dünndarm über. Letzterer setzt sich unter fortschreitender Abnahme des Lumen in den äußerlich nicht abgegrenzten Enddarm fort. Stücke aus dem Anfang und etwa der Mitte des Dünndarms wurden in Formol aufgespannt.

Die Oberfläche der Dünndarmschleimhaut zeigt sich dicht besetzt mit hohen Falten, deren freier Rand glatt, abgerundet und wohl etwas verdickt ist. Die hohen Faltenblätter sind so dicht aneinander gedrängt, daß man am unverletzten Präparat ihre Basen nicht sehen und auch nicht feststellen kann, ob zwischen den Falten in der Tiefe Anastomosen bestehen. Die freien Faltenränder sind durch feine Rinnen voneinander geschieden, sofern hier nicht noch klebriger Schleim und Nahrungsbestandteile liegen

geblieben sind. Eine bestimmte Richtung der Falten läßt sich nicht deutlich erkennen. Ihre freien Ränder bilden wellig und im Zickzack nach allen Richtungen verlaufende Linien.

Nach der Darstellung von LEUNIS (1883, p. 729) ist die Barbe ein vorwiegend nächtlicher Grundfisch, der sich mit kleinen Wassertieren, Fischlaich und Krebsbrut ernährt. BREHM (1892, p. 255, 256) gibt als Futter der Barbe kleine Fische, Würmer, Schlamm und tierische Abfälle, so auch Menschenkot an, SCHMIEDEKNECHT (1906, p. 393) erwähnt Insektenlarven, Würmer und kleine Fische. Ich fand im Magen und Darm einen ziemlich spärlichen Inhalt, dessen Zusammensetzung sich nicht näher ergründen ließ. Er war gemischt mit etwas feinem Kies und anscheinend Bruchstücken von Schneckengehäusen. Hier wie im Darm finden sich außerordentlich reichliche Mengen von Schleim.

#### 115. *Gobio gobio* (Goujon, CUVIER 1835, p. 368).

Die Innenfläche des kurzen Darmes trägt sehr feine Zickzackfalten mit etwas gefranstem freien Rand. Gegen den Anus zu gehen die Falten immer mehr in die Längsrichtung über.

Die Nahrung des Gründlings besteht aus Fischbrut, Würmern, faulendem Fleisch und Pflanzenstoffen (BREHM 1892, p. 257).

#### \*116. *Tinca tinca* (Figur auf Taf. XVIII).

Die einzelnen Abschnitte des Darmkanals sind nicht scharf voneinander gesondert. Der Darm ist kurz. Seine Innenfläche zeigt nach RUDOLPHI (1802, p. 75) ähnlich anderen Cypriniden ein zum Teil sehr schönes Netz von Querfalten. CUVIER (1810, p. 540; 1835, p. 369) beschreibt unregelmäßig zickzackförmig verlaufende Falten, die krausenartig gefaltet sind, mit welligem, auch etwas gefranstem freien Rand. Diese Falten stehen durch weiter verästelte Seitenzweige miteinander in Verbindung. Nach hinten zu werden die Falten niedriger, die Verästelungen verschwinden, und man sieht nur Zickzackfalten von geringem Umfang. Später werden sie wieder breiter und verlaufen hauptsächlich in querer Richtung. Ganz am Ende des Darmes, dem Rectum entsprechend, beobachtet man einige Längsfalten, die durch Querfalten in Verbindung stehen. GRIMM (1866, p. 46) fand „dichtstehende, unregelmäßig gestellte, gekräuselte schmale Falten, welche zum Teil ineinander übergehen, zum Ende des Darmes hin an Höhe abnehmen und von denen einzelne an ihrem freien Rande geriffelt sind“.

Das von mir untersuchte Tier hat eine Gesamtlänge von 343 mm. Der Darmkanal zeigt äußerlich keine Sonderung. Er



beginnt mit einem ziemlich weiten Schlauch, der gerade nach abwärts zieht, nahe dem kaudalen Ende der Bauchhöhle umbiegt in ein ebenfalls gerade nach aufwärts verlaufendes Darmstück und so wieder bis in die Nähe des Herzens gelangt. Hier findet sich eine zweite Biegung, von deren Scheitel das Endstück des Darmes direkt kaudalwärts zum After zieht. Das Lumen zeigt eine allmähliche Abnahme des Durchmessers. Die Schleimhautoberfläche ist reichlich mit Schleim bedeckt. Ein Stück aus dem mittleren Teil des Darmkanals, dem aufsteigenden Schenkel, wird in Formalin ausgebreitet.

Dieses bietet ein überaus reiches Relief, gebildet von hohen und dicken Falten, die ziemlich dicht aneinander liegen und, mit vielfachen Windungen verlaufend, untereinander ein Netzwerk bilden, dessen Maschenräume als tiefe Grübchen erscheinen. Ein Längs- oder Querverlauf der Falten ist nicht zu erkennen. In der Tiefe der Grübchen erkennt man bisweilen weitere Teilungen durch niedrigere Falten oder, wenn die Grübchen sehr eng sind, nur Anfänge von niedrigeren Falten, die sich wie Strebepfeiler an die Seiten der groben Falten anlegen.

Ueber die Ernährung der Schleie finde ich nur bei BREHM (1892, p. 269) den Hinweis, daß sie hinsichtlich der Nahrung wohl in allen Stücken mit dem Karpfen übereinstimmt und allerlei Gewürm, sowie vermoderte Pflanzenstoffe und Schlamm frißt. Bei dem mir vorliegenden Exemplar war der Darmkanal fast leer. Die geringen Inhaltsbestandteile ließen sich nicht näher bestimmen.

117. *Leuciscus rutilus* (CUVIER 1810, p. 540; 1835, p. 370, 371).

Beim „Rotaugen“ fand CUVIER (1810) „überall zierliche, quer im Zickzack verlaufende Falten, die im Anfange des Darmkanals dichter aneinander stehen und breiter sind, gegen den After weniger fein und regelmäßig werden und hier an ihrem freien Rande gefranst erscheinen“. Auch im Darm von „able rosse“ (1835, p. 370) stehen regelmäßige, dicht aneinander gedrängte, quere Zickzackfalten, die gegen den Anus zu unregelmäßiger werden. Im ersten Abschnitt des Darmes von „able rotengle“ (1835, p. 371) bildet die Schleimhaut sehr unregelmäßige, dicht gelagerte, dicke Falten mit einem abgerundeten, eingeschnittenen, papillenartigen freien Rand. Nach hinten zu werden die Falten dünner und erscheinen in regelmäßigeren queren Zickzackguirlanden angeordnet.

Nach LEUNIS (1883, p. 730) ernähren sich die Fische des Genus *Leuciscus* inkl. *Idus*, *Scardinius*, *Squalius* u. a. hauptsächlich von tierischer Kost. Diese besteht nach BREHM (1892, p. 259) aus Würmern, Kerfen, Fischroggen und kleineren Fischen, wird aber auch noch ergänzt durch Wasserpflanzen.

118. *Scardinius erythrophthalmus*.

Die Darmschleimhaut bildet nach RUDOLPHI (1802, p. 75) ein zum Teil sehr schönes Netz von Querfalten. Nach MECKEL (1829, p. 277) „ist der Anfang des Magenstückes in einer kleinen Strecke stark zottig, indem sich die starken und gewundenen Falten schon in ihrer Grundfläche einfach in spitze Zacken teilen. Der übrige Teil des Speisekanals bildet Querfalten“. Diese letzteren sind recht lang, fast ebenso wie bei *Barbus barbus*.

Die vorwiegend tierische Nahrung dieses Fisches besteht aus Kerbtieren und Würmern, die er aus dem Schlamme hervorsucht, und außerdem aus Wasserpflanzen (LEUNIS 1883, p. 730; BREHM 1892, p. 261).

119. *Idus idus* (*Cyprinus jesus*) [RUDOLPHI 1802, p. 74].

„Die innerste Haut ist auf eine gar zierliche Art netzförmig gefaltet. Man glaubt zuerst nur dicht aneinander liegende, im Zickzack laufende Querfalten zu sehen und die größte Regelmäßigkeit hierin zu finden; bei größerer Aufmerksamkeit aber findet man, daß die Fältchen untereinander anastomosieren.“

Neben Gewürm und Kerbtieren erbeutet dieser Fisch auch kleine Fische (BREHM 1892, p. 263).

\*120. *Squalius cephalus*.

CUVIER (1835, p. 370) fand auf der Innenfläche des Darmes von „*able meunier*“ quere Zickzackfalten, die, dicht aneinander gepreßt, anfangs sehr breit sind. Allmählich nehmen sie nach hinten zu ab, und im Enddarm bestehen grobe, unregelmäßige, verästelte Falten, von denen die ansehnlichsten longitudinal verlaufen. CUVIER meint, daß die ansehnlichen breiten Querfalten des ersten Darmstückes anscheinend die relativ geringe Länge des Darmkanals kompensieren sollen.

Das von mir untersuchte Tier mißt im ganzen 442 mm, von der Herzspitze bis zum After 174 mm.

Eine Sonderung des Darmkanals in einzelne Abschnitte ist äußerlich nicht wahrnehmbar. Er ist außerordentlich weit und ziemlich kurz. Der erste, offenbar dem Magen entsprechende Ab-

schnitt zieht gerade nach abwärts fast bis zum Ende der Bauchhöhle. Er zeigt vielfache ringförmige Einschnürungen ähnlich den Plicae sigmoideae des menschlichen Dickdarms. Unter Abnahme des Lumens geht er über in einen bis zum Pericard aufsteigenden Schenkel, und dieser wieder setzt sich in einen absteigenden fort, welcher gerade nach hinten zum After verläuft. Die letzten zwei Drittel des Darmkanals sind stark durch Inhalt aufgetrieben. Stücke aus dem Ende des ersten und zweiten Darmschenkels wurden in Formalin ausgebreitet.

Der Schleimhautbefund stimmt in hohem Grade mit dem bei der Barbe überein. Es finden sich hohe Falten mit abgerundetem, anscheinend etwas verdicktem freien Rande, die Falten liegen mit ihren seitlichen Flächen dicht aneinander. Ob zwischen ihnen Verbindungen bestehen, sie also netzförmig untereinander zusammenhängen, läßt sich nicht sicher entscheiden, erscheint aber nach einzelnen Bildern wahrscheinlich. Obgleich die freien Faltenränder sehr unregelmäßig wellig und im Zickzack verlaufen, prägt sich doch im ganzen eine Längsrichtung der Falten aus. In der Mitte des Dünndarms ist das Bild im wesentlichen dasselbe wie am Beginn.

Nach LEUNIS (1883, p. 732) ist der Döbel ein sehr gefräßiger Fisch, der auch Frösche und Mäuse verschlingt. BREHM (1892, p. 260) berichtet folgendes: „Anfänglich besteht seine Nahrung aus Würmern und aus Kerbtieren, die im Wasser schwimmen, auf der Oberfläche treiben oder niedrig darüber hinziehen; später, wenn er mehr heranwächst und tiefere Stellen aufsucht oder in größere Flüsse und Seen wandert, wird er zu einem Raubfische in des Wortes vollster Bedeutung und stellt kleineren Fischen, Krebsen, Fröschen, ja selbst Mäusen nach —.“ Bei dem von mir untersuchten Exemplar erweist sich der reichliche Inhalt der letzten zwei Drittel des Darmkanals als ziemlich harte grüne Pflanzenteile, untermischt mit 10 vollständig verschluckten Kirschen mit Kernen und Stielen. Das Fleisch der Früchte ist schon ziemlich weich und wohl auch durch Verdauung verändert; die Stiele anscheinend unverändert.

## 121. *Squalius leuciscus* (Cyprinus dobula).

Beim Döbel sollte nach CUVIER (1810, p. 540) die Darm-schleimhaut überall zottig sein ohne zickzackähnliche Falten. MECKEL (1829, p. 277) fand aber schwach gewundene Querfalten, keine Zotten. Die Falten sind viel niedriger als bei den anderen von MECKEL untersuchten Cypriniden. CUVIER (1835, p. 370)



beschreibt ferner beim „vandoise“ am Anfang des Darmes wenige undeutliche Falten. Gegen das Ende würde die Schleimhautoberfläche glatt.

#### 122. *Chondrostoma nasus*.

Der Befund wird etwas kürzer von CUVIER (1835, p. 371), ausführlicher von LANGER (1870, p. 102) geschildert. Nicht in allen Punkten herrscht Uebereinstimmung. Der Darmkanal ist lang, und nach LANGER „reichen die leisten- oder kammartigen Schleimhautfalten vom Schlunde bis an den After herab, sind im Magen länger, im Afterdarm kurz, beinahe zottenartig. Die längeren, welche bis in den vorletzten Abschnitt herab vorkommen, sind nach der Länge des Darmes gestellt, etwas wellig hin und her gewunden und durch alternierend abgehende kürzere Querfortsätze in die Zwischenräume der betreffenden Falten eingeschoben oder mit ihnen in Verbindung gebracht. Die kurzen Fortsätze des Afterdarmes sind bald zungenförmig schmal, bald länger, löffelförmig gebogen, mitunter, wenn sie länger sind, auch mit Andeutungen von Nebenblättchen versehen, verschieden gestellt, aber alle gleichmäßig verteilt.“ Die Schilderung von CUVIER weicht insofern ab, als sie eine Verbindung der wellig oder im Zickzack verlaufenden breiten Längsfalten durch Queräste nicht erwähnt. Der Darmkanal ist vom Anfang bis zu Ende drüsenlos.

Die Nase lebt nach BREHM (1892, p. 270) von Pflanzestoffen, „namentlich verschiedenen Wasseralgen, die Steine und andere im Wasser liegende feste Gegenstände überziehen und von den scharfen harten Kiefferrändern der Nasen leicht abgelöst werden können“. Nach LEUNIS (1883, p. 734) werden aber auch kleine Tiere erbeutet.

#### 123. *Blicca björkna* (*Abramis blicca*) (RUDOLPHI 1802, p. 75).

Die Darmschleimhaut zeigt ein zum Teil sehr schönes Netz von Querfalten, die nach dem After zu schwächer werden, wie bei zahlreichen anderen Weißfischen.

Die Blicke lebt wie die übrigen *Abramis*-Arten vorzugsweise von Wasserpflanzen, aber auch von Würmern und Fischlaich (LEUNIS 1883, p. 735; BREHM 1892, p. 281).

#### 124. *Abramis brama*.

Die vorliegenden Angaben lauten recht widersprechend. Nach MECKEL (1829, p. 277) finden sich überall sehr lange zugespitzte Zotten. Dagegen stimmt nach RUDOLPHI (1802, p. 75) der Befund

überein mit *Cypr. carpio* resp. *Idus idus* (vergl. No. 119). Ähnliches hat wohl auch CUVIER (1835, p. 369) gesehen. Er beschreibt, daß bei *Brème commune* am Anfang des Darmkanals, der eines gesonderten Magens entbehrt, die Schleimhautoberfläche ein Netz von Falten darbietet mit Maschen von verschiedener Größe, die ineinander enthalten sind. Der Befund soll dem bei *Acipenser* völlig gleichen. Weiter gegen den Anus zu sieht man im Zickzack verlaufende Hauptfalten durch kleinere Fältchen miteinander in Verbindung stehend. Im letzten Darmabschnitt gibt es nur noch wellig verlaufende Querfältchen, die keine Grübchen mehr umschließen.

Nach LEUNIS (1883, p. 735) frist der Brachsen besonders gern das Brachsenkraut (*Isoëtes lacustris*). Aber außer Wasserpflanzen besteht seine Nahrung auch aus Kerflarven und Würmern, nach denen er im Schlamm wühlt, wobei er auch Schlamm selbst mitaufnimmt (BREHM 1892, p. 277).

\*125. *Abramis vimba* (Figur auf Taf. XVIII).

Während RUDOLPHI (1802, p. 75) ein Netz von Querfältchen beschreibt wie bei *Blicca björkna* u. a., spricht MECKEL (1829, p. 277) nur von Querfalten, die ziemlich lang sind, ähnlich denen von *Barbus barbus*.

Das von mir untersuchte Exemplar hat eine Gesamtlänge von 450 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 198 mm.

Der Darmkanal besteht aus einem einfachen Schlauch, der, anfangs weit, allmählich enger werdend, innerhalb der Bauchhöhle drei gerade verlaufende Schenkel bildet. Der erste absteigende weite Schenkel entspricht dem Magen, der ohne äußere Abgrenzung in den Mitteldarm sich fortsetzt. Der Scheitel der ersten Darmkrümmung liegt etwa an der Grenze zwischen mittlerem und letztem Drittel der Bauchhöhle. Es folgt ein aufsteigender Schenkel des Darmrohres, der sich unterhalb des Pericards umbiegt in das gerade zum After hinab- resp. kaudalwärts verlaufende Endstück, an welchem der Beginn des Enddarmes äußerlich nicht abgesetzt ist. Ein Stück aus dem Anfang und Ende des ersten und aus dem Ende des zweiten Schenkels wurde in Formalin ausgebreitet.

Die Faltenbildung der Schleimhaut ist eine außerordentlich reichliche. Am Anfang des Darmes treten sehr hohe dünne Querfalten mit einem ziemlich tief gezähnelten, krausenartig gefalteten freien Rand besonders hervor. Diese Falten sind sehr zahlreich stehen dicht nebeneinander und berühren sich vielfach mit ihren

Flächen. Hier und da aber erkennt man in dem Grund der tiefen Spalten zwischen je zwei Querfalten kleine, niedrige Fältchen, welche die Basen der Hauptfalten miteinander verbinden und so kleine, flache Grübchen begrenzen. Nach hinten zu werden die Querfalten niedriger und gleichförmiger. Die Zacken am Rande verschwinden, dieser rundet sich ab, und die dicht aneinander liegenden Falten verlaufen in queren Zickzacklinien.

Auch die Zärte lebt vorwiegend von pflanzlicher, daneben von tierischer Nahrung, nach der sie im Schlamm wühlt, wie ihre Verwandten (LEUNIS 1883, p. 735; BREHM 1892, p. 278).

**\*\*126. *Aspius aspius*.** Gesamtlänge 525 mm, Herzspitze bis After 200 mm (Figur auf Taf. XVIII).

Eine äußerliche Gliederung des Darmkanals in einzelne Abschnitte fehlt. Er beginnt ziemlich weit und zieht gerade nach abwärts bis etwa zum Anfang der zweiten Hälfte der Bauchhöhle. Hier biegt er um in einen ganz kurzen aufsteigenden Schenkel, der in scharfer Knickung sich gerade nach hinten zum After fortsetzt. Gleichzeitig nehmen Lumen und Wanddicke dauernd ab. Ein Stück aus der Mitte des ersten absteigenden Darmschenkels und fast der ganze kurze aufsteigende Ast wurden in Formol ausgebreitet.

Die Schleimhaut bildet außerordentlich hohe und schmale blattförmige Falten mit scharfem freien Rand, der ganz schwache, langgestreckte, bogenförmige Vorragungen bildet. Die Falten liegen mit ihren Seitenflächen auch hier dicht aneinander; sie verlaufen deutlich in der Längsrichtung des Darmes, und zwar in schwach ausgeprägten Zickzacklinien. Hier ist gelegentlich klar zu erkennen, daß benachbarte Falten miteinander in Verbindung stehen, indem sie unter spitzen Winkeln sich miteinander vereinigen. Einzelne Falten laufen auch frei aus. Ein eigentliches Netz ist hier wohl nicht vorhanden. Die Falten sind am Beginn wesentlich höher als in der Mitte des Darmes.

*Aspius* lebt hauptsächlich von tierischer Nahrung, Fischen, besonders *Alburnus lucidus*, aber auch Mäusen und Wasserratten. Daneben kommen aber auch pflanzliche Stoffe und kleinere Tiere als Nahrungsmittel in Betracht (LEUNIS 1883, p. 736; BREHM 1892, p. 282; SCHMIEDEKNECHT 1906, p. 400).

**127. *Alburnus alburnus*** (RUDOLPHI 1802, p. 75).

Die Darmschleimhaut bildet schwache Querfältchen, die sich sparsam untereinander verbinden.

Kerbtiere bilden nach BREHM (1892, p. 283) die Hauptnahrung der gefräßigen Lauben.



## V. Cobitidae.

128. *Misgurnus (Cobitis) fossilis*.

MECKEL (1829, p. 273) gibt an, daß der dünnhäutige Darmkanal anfangs sehr weit ist und unter allmählicher Verengerung fast gerade zum After zieht. Das vordere Fünftel des Darmes trägt an seiner Innenfläche „ein starkes, rautenförmiges Netzwerk, das sich an seinem Ende plötzlich verliert, der übrige Darm ist so gut als ganz glatt“. RUDOLPHI (1802, p. 70) erwähnt nur kurz, daß die Schleimhaut schwach netzförmige Falten bildet.

Der Schlammbeißer wühlt im Schlamm am Grunde der Gewässer nach Würmern und anderen kleinen Wassertieren, frißt auch vermoderte Tier- und Pflanzenteile, sowie Fischlaich (LEUNIS 1883, p. 738; BREHM 1892, p. 289).

129. *Nemachilus barbatulus (Cobitis barbatula)*.

Nach MECKEL (1829, p. 274) liegen hier abweichende Verhältnisse vor wie bei *Misgurnus fossilis*. Ein weiter, länglicher, ziemlich dickhäutiger Magen ohne Spur eines Blindsackes setzt sich nach vorn umgebogen fort in einen kurzen, anfangs sehr weiten, dann stark verengten Darm, der aber mehr gewunden ist als bei *M. fossilis*. Dessen Innenfläche fand MECKEL völlig glatt. RUDOLPHI (1802, p. 70) beobachtete aber auch hier schwache netzförmige Schleimhautfalten. Appendices pyloricae fehlen. Nach der Schilderung von CUVIER (1835, p. 372) bestehen am ersten Viertel des kurzen Darmes der „loche“ tiefe polygonale Grübchen der Schleimhaut, die zum Teil wieder kleinere Grübchen in sich einschließen. Nach hinten zu verschwinden sie allmählich, und der größere Rest des Darmes besitzt eine glatte Innenfläche.

GÜNTHER (1886, p. 433) bezeichnet die Schmerlen als ausschließliche Fleischfresser; nach BREHM (1892, p. 291) leben sie aber nicht nur von Wassergewürm, Kerflarven, Kerbtieren und Fischlaich, sondern wohl auch von Pflanzenstoffen; „wenigstens füttert man die in besonderen Teichen gehaltenen Schmerlen mit Leinkuchen und Mohnsamen“.

## VI. Characinidae.

130. *Serrasalmo (Salmo rhombus)* [MECKEL 1829, p. 289].

Der Magen hat eine ähnliche Gestalt wie bei *Salmo*. Der Darm ist viel länger und an seinem Anfang mit 12—15 mäßig großen Appendices pyloricae versehen. „Die Innenfläche des Darmes

ist überall ganz glatt, was wegen der Kompensation der Falten bei den mit einem kurzen Darm versehenen Gattungen interessant ist.“

Die sehr gefräßigen *Serrasalmo* fallen mit ungeheurer Gier alles Tierische an, das in ihren Bereich kommt, vergreifen sich auch an großen Säugetieren und dem Menschen (LEUNIS 1883, p. 740; GÜNTHER 1886, p. 439; BREHM 1892, p. 294).

### 131. *Myletes* (MECKEL 1829, p. 290).

„Der Magen unterscheidet sich von dem anderer Lachse, namentlich *Salmo salar*, sehr auffallend. Er ist weit größer und beinahe ganz durch einen ansehnlichen, länglich-runden, weiten Blindsack gebildet. Der mäßig weite Darmkanal macht drei Windungen. Am Anfang stehen etwa längs dem ersten Siebentel linkerseits ungefähr 40 ansehnliche, längliche Pfortneranhänge. Der Darm ist in seinem bei weitem größten vorderen Teil glatt, hinten durch nicht sehr hohe Querfalten ungleich.“

Nach GÜNTHER (1886, p. 440) gilt für die Ernährung von *Myletes* offenbar dasselbe wie für *Serrasalmo*.

## VII. Cyprinodontidae.

### 132. *Anableps tetraphthalmus*.

Nach der Schilderung von CUVIER (1810, p. 543) und MECKEL (1828, p. 273) ist der Darmkanal von mittlerer Länge und sehr karpfenähnlich. Der Magen ist äußerlich nicht gesondert, Appendices pyloricae fehlen. Die Innenfläche des Darmes trägt nach MECKEL schwache wellenförmige Längsfalten. Dagegen beschreibt CUVIER (1810, 1835, p. 372) in dem dem Magen entsprechenden Anfangsteil ein Netz mit feinen polygonalen Maschen, deren Umrandung gefranst und gefaltet ist, so daß die Maschen verborgen werden. Im weiteren Verlauf werden die Falten der Schleimhaut feiner, zickzackförmig; sie endigen mit Fransen, die der Innenfläche ein sammetartiges Aussehen verleihen. Im Mastdarm finden sich Längsfalten.

Ueber die Ernährung von *Anableps* fand ich nur die Mitteilung, daß er hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, von tierischen Stoffen lebt (GÜNTHER 1886, p. 442; BREHM 1892, p. 297).

## VIII. Siluridae.

Die Siluridae sind sämtlich Raubfische (BREHM, 1892, p. 235).

### 133. *Silurus glanis*.

Nach der Beschreibung von MECKEL (1829, p. 271) zeigen „*Silurus* und die davon getrennten Gattungen ... im allgemeinen

eine mäßig weite, sehr lange Speiseröhre, auf die ein weiter, rundlicher Magen folgt, der fast bloß aus dem Cardiateile und dem ansehnlichen, länglich-rundlichen Blindsacke besteht, zu welchem er sich verlängert und dessen Pförtnerteil eng und sehr kurz ist. Seine Muskelhaut ist stark, seine innere der Länge nach gefaltet, außerdem, besonders bei *Silurus glanis*, hauptsächlich im Cardiateile, sehr fein genetzt. Der Darm . . . ist, zumal in seinem Anfange, beträchtlich weit. Seine innere Haut ist der Länge nach gefaltet. Bei *Silurus glanis* stehen die Falten sehr dicht und gewähren, vorzüglich im Anfange, einen sehr angenehmen Anblick. Sie sind sehr hoch, an beiden Seiten mit einem sehr feinen Netz bekleidet und an ihrem freien Rande vielfach gezackt. Allmählich verkleinern sie sich, rücken auseinander, und zwischen ihnen entwickelt sich ein Netz. Zuletzt erscheinen sie nur als wenige, niedrige und breite Längenvorsprünge, zwischen welchen das Netz, gleichfalls einfach, sehr niedrig und vielmaschig verläuft. Der Darm verengt sich zugleich allmählich vom Pförtner bis zum After beträchtlich.“ Damit stimmen wohl im ganzen die Beobachtungen von RUDOLPHI (1802, p. 70, 71) an *Silurus glanis* überein, die er auf Taf. VI, Fig. 3 unvollkommen abbildet und folgendermaßen schildert: „Man kann keinen schöneren Anblick haben, als den die innerste Darmhaut dieses Fisches gibt. Falten nach allen Richtungen, die selbst wieder äußerst fein gekräuselt sind, verbinden sich überall untereinander und bilden dadurch Zelle an Zelle. Die Falten selbst sind im größten Teil des Darmes ansehnlich, so daß die innere Darmhaut an zwei Linien hervortritt, um sie zu bilden. — Der untere Teil des Darmes zeigt nur im Verhältnis mit dem oberen Teil ein sehr schwaches Netz, weil hier die Falten beträchtlich und immer mehr an Größe abnehmen.“ CUVIER (1835, p. 375) gibt an, daß der Darmkanal mäßig lang und sehr dünnwandig ist und der Appendices pyloricae entbehrt. Seine Schilderung des Schleimhautreliefs entspricht der von MECKEL gegebenen.

Der Wels frißt alle Arten von Wassertieren, vor allem wohl Fische, aber auch Krebse, Frösche, Wasservögel, überhaupt alles, was er erreichen kann, auch Aas (LEUNIS 1883, p. 721; BREHM 1892, p. 237).

#### 134. *Silurus clarias* (MECKEL 1829, p. 272).

Die Faltungen der Darmschleimhaut sind ebenso wie bei *Silurus glanis*, aber weniger stark entwickelt.

#### 135. *Clarias* (*Heterobranchus*) *anguillaris* (MECKEL 1829, p. 273).

Die innere Darmfläche ist fast ganz glatt.



136. *Clarias melanoderma* BLEEKER (BÖHME 1904, p. 29).

Der sehr geräumige Magen läßt eine große und kleine Kurvatur unterscheiden, der Darm ist fast gleich weit, nicht deutlich in einzelne Abschnitte gesondert und von geringer Länge. Appendices pyloricae fehlen. Die Innenfläche bildet zahlreiche Längsfalten.

137. *Bagrus (Silurus) bayad* (MECKEL 1829, p. 272).

Die Faltungen der Darmschleimhaut sind ebenso wie bei *Silurus glanis*, aber weniger stark entwickelt.

138. *Bagrus spec.* (CUVIER 1810, p. 543; 1835, p. 374).

Der lange Darmkanal hat sehr dünne Wandungen und entbehrt der Appendices pyloricae. Die Schleimhaut bildet in der Nähe des Pylorus verästelte Längsfalten, weiterhin bis in den Enddarm nur einfache Längsfalten.

139. *Arius (Silurus) Herzbergii* (MECKEL 1829, p. 272).

Die Faltungen der Darmschleimhaut sind ebenso wie bei *Silurus glanis*, aber weniger stark entwickelt.

140. *Callichthys spec.* (MECKEL 1829, p. 272).

Der Bau der inneren Darmfläche weicht im größten Teil des Darmes von den Befunden bei anderen Siluriden ab. „Im Anfange enthält er zwar gleichfalls Längsfalten, außerdem aber an der inneren Fläche eine Menge dichtstehender, sehr großer, ungleicher, im allgemeinen rundlicher, schon äußerlich sichtbarer, stark nach innen vorspringender Erhabenheiten, an denen man sehr deutlich eine Oeffnung wahrnahm.“ MECKEL fragte sich, ob es sich hier um Schleimdrüsen oder einen pathologischen, durch Eingeweidewürmer verursachten Zustand handle. Eine Entscheidung war wegen Mangels an Material nicht möglich.

#### IX. Clupeidae.

Die Clupeiden nähren sich von kleinen Krebstieren und Mollusken (LEUNIS 1883, p. 756).

141. *Clupea harengus*.

Die Clupeiden besitzen nach MECKEL (1829, p. 283) einen ansehnlichen Magen mit beträchtlichem, länglich geformtem Blindsack, einen ziemlich kurzen, engen Darm, der besonders in seiner hinteren Gegend häufig sehr zahlreiche Querfalten aufweist, und gewöhnlich zahlreiche Appendices pyloricae. Bei der Gattung *Clupea* ist der Magenblindsack sehr lang und zugespitzt, die Pars

pylorica ansehnlich, doppelt so lang wie die Pars cardiaca (p. 285). *Clupea harengus* besitzt ca. 20 Appendices pyloricae. Die Schleimhaut ist in der ersten Hälfte des Darmkanals glatt, in der zweiten Hälfte mit Querfalten besetzt, die viel weniger zahlreich und viel niedriger als bei *Alosa* sind (p. 286). RUDOLPHI (1802, p. 73) fand im ganzen Darm des Herings schmale hervorspringende Querfalten, die durch längs verlaufende Falten verbunden werden. Die Faltungen seien bereits mit bloßem Auge deutlich sichtbar. Das Vorkommen von Querfalten wird nur kurz erwähnt von MILNE EDWARDS (1860, p. 388) und OWEN (1866, p. 421).

Der Hering nährt sich hauptsächlich von winzigen, dem unbewaffneten Auge teilweise unsichtbaren Krebstierchen, die er in unberechenbaren Mengen verzehrt, aber auch von anderen Fischen, besonders Sprotten, und ebenso von Eiern und Larven der eigenen Art (BREHM 1892, p. 370).

142. *Alosa sardina* (*Clupea pilchardus*) [RATHKE 1837, p. 348].

In der ganzen vorderen Hälfte des Darmes, die mit Pfortneranhängen besetzt ist, finden sich sehr dicht gedrängte, zarte, ganz gerade verlaufende Längsfalten. In der hinteren Hälfte aber stehen zum Teil vollständig, zum Teil unvollständig ringförmige Falten in großer Zahl dicht gedrängt beisammen. RATHKE meint, diese Falten müssen natürlicherweise den Speisebrei in seinen Fortschritten aufhalten, was wegen der geringen Länge des Darmkanals nützlich sein mag.

„Der Pilchard gehört zu den gefräßigsten Fischen, verzehrt jedoch fast nur kleine Kruster, vorzugsweise eine zwerghafte Garneele, von welcher man oft viele Tausende in dem bis zum Platzen gefüllten Magen findet. Ihr zu Gefallen hält er sich auf dem Boden des Meeres auf und durchsucht nach Art der Karpfen den Sand oder die Lücken zwischen Steinen im seichten Wasser. — Daß unser Fisch auch anderes Getier nicht verschmäht, läßt sich mit Bestimmtheit annehmen: er beißt an Angeln, die mit Würmern geködert werden, oder läßt sich durch Auswerfen von Stockfischrogen herbeilocken“ (BREHM 1892, p. 381).

143. *Alosa vulgaris* (*Clupea alosa*).

Die Befunde gleichen nach RUDOLPHI (1802, p. 73) denen bei *Clupea harengus*. Die Zahl der Appendices wird von MECKEL (1829, p. 285) und CUVIER (1835, p. 379) auf ca. 80 angegeben. Auch in der Schilderung des Reliefs der Innenfläche stimmen

beide Autoren überein. Im ersten Viertel der Länge, entsprechend der Einmündung der Appendices, bestehen unregelmäßige, wenig verästelte Längsfalten. Weiterhin wird die Oberfläche „mit Ausnahme des kürzeren Endteils durch eine außerordentlich große Menge sehr dichtstehender und verhältnismäßig sehr hoher Quersfalten bedeutend vergrößert.“ CUVIER fügt noch hinzu, daß von den Basen oder Seitenflächen der Falten kleine Fältchen oder Fädchen ausgehen, die durch den Zwischenraum zwischen zwei Falten hindurchgehen, um sich zu einer zweiten Falte fortzusetzen. Bei MILNE EDWARDS (1860, p. 388) ist das Vorkommen von Quersfalten nur kurz erwähnt.

Die Nahrung des Maifisches besteht aus kleinen Fischen und weichschaligen Krebstieren (BREHM 1892, p. 380).

#### X. Esocidae.

##### \*144. *Esox lucius* (3 Figuren auf Taf. XVIII).

Der Magen ist nach CUVIER (1810, p. 541; 1835, p. 374) deutlich vom übrigen Darmkanal gesondert und nach MECKEL (1829, p. 280) mit einem kaum merklichen Blindsack versehen. Der Darm stellt ein sich gleichmäßig verjüngendes Rohr von geringer Länge mit dicken Wandungen dar. Ueber das Relief der Schleimhaut gehen die Meinungen ziemlich auseinander. RUDOLPHI (1802, p. 72) fand im Magen starke, rippenartige, gerade laufende Längsfalten, im Darm „eine Menge kleiner untereinander netzförmig verbundener Falten, die selbst wieder gefaltet sind“. Nach MECKEL ist die Innenfläche des Magens „mit sehr langen, dichtstehenden, dünnen, aber ziemlich breiten Zotten besetzt, die erst im Dünndarm allmählich kleiner werden, im Dickdarm wieder an Größe zunehmen, bei weitem aber nicht die Größe der im Anfange des Darmes befindlichen erlangen. Falten finden sich nicht, indessen machen die Zotten allerdings durch ihre Breite den Uebergang zu diesen“. Damit stimmt CUVIERS ältere Darstellung überein. Er fand Zotten und keine Falten. Die Zotten seien besonders lang im Mastdarm und hätten ein gefranstes Aussehen. Später aber (1835) schildert er die Zotten als sehr feine und lange Fransen, die vom freien Rand im Zickzack verlaufender Längsfalten der Schleimhaut ausgehen. Auch MILNE EDWARDS (1860, p. 388) spricht von sehr deutlich gefransten Schleimhautfalten im zweiten Teil des Darmes, die beim Hecht noch stärker entwickelt seien als bei der Barbe. Dagegen schließt sich GRIMM (1866, p. 44) wieder näher an MECKEL an. Er sagt: „An der



Innenfläche des Dünndarms finden sich durchweg sehr gedrängt stehende, lange, cylindrische Zotten, welche zum Dickdarm hin kürzer werden und weiter auseinanderrücken. Im Dickdarm kommen nur anfangs vereinzelte Zotten vor, mehr nach hinten dagegen werden diese durch ziemlich starke, unregelmäßig angeordnete, longitudinale und transversale Falten, welche bei Ausdehnung des Darmes nicht schwinden, ersetzt.“

Das kleinere der mir vorliegenden beiden Exemplare (a) hat eine Gesamtlänge von 480 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 206 mm. Der Oesophagus setzt sich unter allmählicher Zunahme des Umfanges in einen langen, ziemlich gleichmäßig weiten Schlauch fort, der gerade nach hinten zieht und den Magen darstellt. Er ist hier etwa 80 mm lang. Jenseits der Pylorus-einschnürung biegt sich das Darmrohr um in einen mäßig weiten, bis etwa zur Herzspitze aufsteigenden Schenkel, der sich dann mit geringen Windungen nach hinten zum After fortsetzt. Dabei nimmt das Lumen beträchtlich ab, und der hintere Teil des Dünndarms ist sehr eng. Eine äußerlich angedeutete ringförmige Klappe bildet die Grenze gegen den viel weiteren, etwa 40 mm langen Dickdarm. Stücke aus Anfang, Mitte und Ende des Dünndarms, sowie aus dem Dickdarm wurden in Formalin ausgebreitet.

Die Schleimhaut zeigt eine sehr beträchtliche Vergrößerung der Oberfläche durch Falten, deren Seitenflächen dicht aneinander liegen. Sie sind wieder in sich gefaltet, so daß ihr im übrigen glatter freier Rand krausenartig gewellt erscheint. Im ganzen verlaufen die Falten in der Längsrichtung. Sie sind sehr hoch am Beginn des Dünndarms und nehmen nach hinten zu recht beträchtlich ab. Jenseits der Klappe zwischen Dünndarm und Dickdarm nehmen die Faltungen wieder an Höhe zu, erreichen aber nicht dieselbe Höhe wie am Beginn. Am Anfang des Enddarms verlaufen die Falten sehr unregelmäßig, gegen das Ende zu tritt mehr eine quere Anordnung hervor, und nur ganz kurz vor dem After finde ich einige Querreihen von plumpen, niedrigen, blattförmigen Papillen, die, von breiter Basis aus rasch sich zuspitzend, im ganzen eine dreieckige Form besitzen. Am Ende des Dünndarms und Anfang des Dickdarms sieht man Verbindungen der niedrigen Längsfalten durch Seitenäste. Ob solche Anastomosen auch im Bereich der hohen, komplizierten Falten bestehen, läßt sich an den Oberflächenpräparaten nicht nachweisen.

Ein zweites Tier (b) mit einer Gesamtlänge von 575 mm zeigt einen viel komplizierteren Schleimhautbefund. Ganz am Beginn

des Dünndarms bestehen sehr hohe, dicht gedrängte, in sich selbst wieder krausenförmig gefaltete Schleimhautfalten. Eine bestimmte Anordnung der Falten ist nicht zu erkennen. Am freien Rand der Falten finden sich unregelmäßige Einschnitte. Diese sind meist unbedeutend, in einzelnen unregelmäßigen Abständen aber so tief, daß die ganze hohe Falte bis nahe zu ihrer Basis in einzelne breitere und schmalere Abschnitte gespalten erscheint, die wohl den Zotten der früheren Beschreibungen entsprechen, aber von Zotten sich durch ihren großen Umfang und ihre krausenförmige Faltung sehr unterscheiden. In der Tiefe zwischen diesen hohen Falten kann man Andeutungen eines niedrigen einfachen Faltennetzes wahrnehmen. Sehr viel deutlicher wird dies im mittleren Teil des Dünndarms, wo die hohen zerschlitzten Falten an Höhe abnehmen und mehr vereinzelt stehen. Die beigegebenen beiden Figuren geben von diesen überaus komplizierten Verhältnissen leider nur ein sehr unvollständiges Bild.

Der Hecht ist ein ungemein gefräßiger Raubfisch. Er verschlingt Fische und Amphibien und vergreift sich auch an Enten, Gänsen, Wasserratten und auch größeren Säugetieren (LEUNIS 1883, p. 744; BREHM 1892, p. 314).

#### XI. Scombrosocidae.

Die Scombrosocidae sind alle Fleischfresser (LEUNIS 1883, p. 742).

##### 145. *Exocoetus exiliens*.

Nach MECKEL (1829, p. 282) zieht der Darmkanal gerade vom Mund zum After, wobei er sich allmählich etwas verengt. Er ist etwas länger als bei *Hemiramphus*. An seiner Innenfläche finden sich breite, sehr zahlreiche, dicht gedrängte, wellig verlaufende Längsfalten, die bedeutend zahlreicher und größer sind als bei *Belone*. An ihrem freien Rand laufen sie in ansehnliche Zotten aus. Sie sind im ganzen Darmkanal vorhanden, nehmen aber vom Mund bis zum After gleichmäßig an Zahl und Größe ab. CUVIER (1835, p. 373) beschreibt nur sehr zahlreiche, dicht gedrängte Zickzackfalten, die gegen das Ende des Darmes abnehmen. Im Rectum fand er die Falten unregelmäßig und nur hier an ihrem freien Rand gefranst.

##### 146. *Exocoetus volitans* (MECKEL 1829, p. 283).

Der Speisekanal ist hier etwas weiter und kürzer. Seine Innenfläche zeigt „größere und weniger zahlreiche Zotten, im An-

fange zugleich ein rautenförmiges Netz, auf dem die Zotten sitzen, in der hinteren Hälfte... keine Spur von Ungleichheiten irgend einer Art“.

Nach BREHM (1892, p. 306) sind im Magen der *Exocoetus* Reste kleinerer Fische, Kruster und Weichtiere gefunden worden.

\*147. *Belone vulgaris* resp. *acus* (Figur auf Taf. XVIII).

Der Darmkanal zieht gerade vom Mund zum After und verengt sich dabei unbedeutend (CUVIER 1810, p. 541; 1835, p. 373; MECKEL 1829, p. 282). Ein gesonderter Magen und Appendices pyloricae fehlen. Die Darmwandungen sind nicht dick, aber auch nicht durchsichtig. Ueber das innere Relief werden sehr verschiedene Angaben gemacht. MECKEL findet die Schleimhautoberfläche „überall durch ansehnliche wellenförmige Längenfalten ungleich, die im vorderen, dem Magen entsprechenden Drittel am kleinsten, im mittleren am stärksten sind und hier sehr deutlich von ihrer Grundfläche aus in breite, ansehnliche, dreieckige, zugespitzte Zotten auslaufen“. CUVIER schilderte zuerst (1810) die Innenfläche als glatt ohne merkliche Zotten; später (1835) beschrieb er in der ganzen Ausdehnung des Darmes ein unregelmäßiges Netz von Falten, deren freier Rand guirlandenartig, wie gefranst sei. Der Enddarm zeichne sich nur durch dickere Falten aus. Diese Angabe läßt sich am besten in Einklang bringen mit der Beschreibung von RUDOLPHI (1802, p. 73). Er konstatierte „außerordentlich feine Fältchen, die wieder gekräuselt sind und allenthalben untereinander anastomosieren“.

Das von mir untersuchte Exemplar hat eine Gesamtlänge von 600 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 260 mm. Der Darmkanal stellt ein am Anfang mäßig weites, gegen den After zu allmählich etwas verengtes Rohr dar, das in gerader Richtung vom Mund zum After zieht. Die Wandungen sind ziemlich kräftig. Ein Magen ist äußerlich nicht abgegrenzt; Appendices pyloricae fehlen. Etwa 4 cm vor dem After markiert eine schwache, ringförmige Einschnürung bereits äußerlich die Grenze zwischen dem Dünndarm und dem sehr viel weiteren Eddarm. Verschiedene Stücke aus Anfang und Mitte des Dünndarms sowie aus dem Enddarm wurden in Formol ausgebreitet.

Die Schleimhaut bietet ein überaus zierliches Bild von einem sehr engmaschigen Netz hoher, dünner Falten, dessen tiefe rundlich-polygonale Maschenräume sehr an Bienenwaben erinnern. Am Beginn des Dünndarms gehen vielfach noch von den Rändern der



netzförmig verbundenen Falten kleine lappenartige Fortsätze aus, deren freier Rand durch Einschnitte in einzelne kleine Papillen zerlegt ist. Diese Läppchen stehen vorwiegend in der Querrichtung. Bisweilen finden sich auch einzelne blattförmig zugespitzte Papillen. Gegen den After zu verschwinden diese Anhänge, und es bleibt nur das hohe Wabenwerk erhalten. Im weiten Enddarm ist auch dies verschwunden, und man findet hier nur noch ein ganz unregelmäßiges weitmaschiges Netz sehr niedriger Schleimhautfältchen.

GÜNTHER (1886, p. 445) berichtet: „Längs der Oberfläche des Wassers leicht hinstreichend, ergreifen die Hornhechte mit diesen langen Kiefern kleine Fische, so wie ein Vogel dieselben mit seinem Schnabel erfassen würde; ihr Schlund ist aber eng, so daß sie nur kleine Fische verschlingen können.“ BREHM (1892, p. 301) erwähnt eine Angabe, wonach diese Fische nichts verschonen, was Leben hat und von ihnen, wenn auch mit Mühe, verschlungen werden kann. Sie halten gewöhnlich die erfaßte Beute fest und bemühen sich, sie nach und nach zu bewältigen. Es gelingt ihnen zwar nicht, ein Stück abzubeißen, aber doch einen Bissen zu zerteilen. So hat man beobachtet, daß sie einen Köder förmlich zerfetzten. Am häufigsten werden offenbar kleine Fische, z. B. Seestichlinge, von ihnen verschlungen. Ich fand im Dünndarm meines Exemplars wenig weichen unkenntlichen Inhalt, im Rectum massenhaften schwarzen Kot.

#### 148. *Scombresox* (MECKEL 1829, p. 282).

Die Anordnung des Darmkanals und das Relief seiner Innenfläche stimmt mit den Befunden bei *Belone vulgaris* überein.

Nach GÜNTHER (1886, p. 445) scheint dieser Fisch hauptsächlich von weichen pelagischen Tieren zu leben.

### XII. *Mormyridae*.

Mitteilungen über die Ernährung dieser Fische waren mir nicht zugänglich.

#### 149. *Mormyrus herse* (CUVIER 1810, p. 543; 1835, p. 374).

Die Mormyriden besitzen einen kurzen Darmkanal mit mittelmäßig dicken Wänden, gleichmäßigem Durchmesser, 2 langen, schlanken Appendices pyloricae und glatter Innenfläche.

#### 150. *Mormyrus labiatus* (CUVIER 1810, p. 543; 1835, p. 374).

Es gilt dasselbe wie für *Mormyrus herse*.

151. *Mormyrus oxyrhynchus* (MECKEL 1829, p. 279).

„Die Speiseröhre ist lang und eng und plötzlich stark von dem Magen abgesetzt. Dieser ist länglich-rundlich und besteht aus zwei ungefähr gleich großen, durch eine schwache Einschnürung voneinander getrennten, rundlichen Hälften, welche den Cardia- und Pförtnertheil des gewöhnlichen Fischmagens darstellen. Ein Blindsack fehlt gänzlich. Die Muskelhaut ist überall, besonders aber in der linken Hälfte stark...“ Am Anfange des engen und langen Darmes finden sich 2 einfache, lange und schlanke Appendices pyloricae. Die Innenfläche des Darmes ist glatt.

152. *Mormyrus dorsalis* (MECKEL 1829, p. 279).

Die Verhältnisse sind im wesentlichen dieselben wie bei *Mormyrus oxyrhynchus*.

153. *Mormyrus cyprinus* (MECKEL 1829, p. 279).

Die Verhältnisse sind im wesentlichen dieselben wie bei *Mormyrus oxyrhynchus*.

### XIII. Scopelidae.

154. *Gonostoma denudatum* (EDINGER 1877, p. 681).

Ein engmaschiges Netz von Schleimhautfalten ist hier wie bei den meisten Cypriniden am reichlichsten ausgebildet.

In den mir vorliegenden Werken finde ich keine Angaben über die Ernährung dieses Fisches.

### XIV. Salmonidae.

Nach LEUNIS (1883, p. 747) sind alle Salmoniden Fleischfresser; sie leben entweder von kleineren Fischen oder von allerlei kleinen Wassertieren (Insekten, Krebstieren, Mollusken). Aehnliche Angaben macht GÜNTHER (1886, p. 455, 461). BREHM (1892, p. 321) sagt: „Die Lachse mit schwächlichem Gebisse ernähren sich eher nach Art der Karpfen als nach Art der Raubfische, d. h. nehmen Gewürm verschiedener Art, Schnecken, Muscheln und dergleichen, auch wohl pflanzliche Stoffe zu sich; die Arten mit kräftig bezahnten Kiefern hingegen lassen sich bloß in den ersten Jahren ihres Lebens mit Gewürm und Kerbtieren oder deren Larven genügen und greifen im höheren Alter alle anderen Fische an, die sie irgendwie bewältigen können. Uebrigens sind die größten Arten der Familie nicht die furchtbarsten Räuber: der Edellachs z. B. steht, schon wegen seines erheblich schwächeren Gebisses,

der Lachsforelle, wenn auch nicht an Gefräßigkeit, so doch an Raubfähigkeit nach.“

#### 155. *Trutta salar*.

Den Magen schildert MECKEL (1829, p. 287) als länglich und stark muskulös. Er beginnt mit einer sehr ansehnlichen Pars cardiaca, die in spitzem Winkel in die etwa halb so lange Pars pylorica übergeht. Ein Magenblindsack fehlt. Der Darmkanal ist von mäßiger Länge. In ihn münden ca. 70 Appendices pyloricae. „Die innere Fläche des Darmes ist in der vorderen größeren Hälfte bloß durch niedrige, aber sehr dünne, äußerst dichtstehende und außerordentlich vielfach verschlungene und gewundene Falten ungleich, hat dagegen in ihrer hinteren Hälfte, mit Ausnahme des sehr kleinen Endstückes, ungefähr 40 ansehnliche, nach hinten gerichtete, selbst wieder stark der Länge nach gefaltete Querkappen...“ Zotten konnte MECKEL nicht finden im Gegensatz zu CUVIERS älterer Schilderung (1810, p. 541), die die Innenfläche des Darmes hinter der Einmündung der Appendices mit langen Zotten besetzt sein läßt, die nach hinten allmählich kürzer werden und weiter voneinander entfernt stehen, aber bis zum After reichen. Aber auch später (1835, p. 377) stimmen die Beobachtungen von CUVIER mit denen MECKELS nicht überein. Er sah in dem ersten Abschnitt des Darmes, in den die Appendices einmünden, zahlreiche sehr vorspringende Längsfalten und zwischen ihnen ein feines Netz mit tiefen Maschen. Weiter gegen den After zu fanden sich keine freien Fäden, sondern schräge longitudinale Falten, die sich verästeln und in ihrer Richtung unterbrochen sind. Sie sind verschieden an Umfang und lassen verästelte oder einfache Fädchen von sich ausgehen. In der zweiten Hälfte des Darmes fand auch CUVIER ringförmige Querfalten, die nach dem After zu immer schmaler werden und in immer größeren Abständen voneinander stehen, um schließlich ganz zu verschwinden. Diese Querfalten sind in der Ansicht von außen bei uneröffnetem Darm von HOLME (1814, I, II, pl. 95) abgebildet. Sie werden auch von RUDOLPHI (1802, p. 72), MILNE EDWARDS (1860, p. 388) und OWEN (1866, p. 421, 422) erwähnt. Im übrigen beschreibt OWEN im oberen Teil des Darmes von *Salmo* schräg longitudinale oder wellige Falten, die gegen das Rectum zu an Zahl ab- und an Breite zunehmen und weniger schräg verlaufen. GULLAND (1898, p. 449) erwähnt nur sehr dichtstehende Längsfalten.

Der Lachs frisst im Meere Kruster, Fische, namentlich Sandaale, Stichlinge, auch wohl Heringe und wahrscheinlich alles, was



er sonst erlangen kann. Im Süßwasser frißt er nur während der Jugendzeit ebenso gierig wie die Forelle und enthält sich später fast gänzlich der Nahrung (BREHM 1892, p. 327).

\*156. *Trutta fario* (2 Figuren auf Taf. XVIII).

Nach RUDOLPHI (1802, p. 71) trägt der Dünndarm jenseits der Appendices pyloricae „ähnliche Querkappen wie der dünne Darm des Menschen, und die sich untereinander nur selten verbinden, so daß die innere Darmhaut fast ganz glatt erscheint“. Auch CUVIER (1810, p. 542) fand hier keine merklichen Zotten, sondern nur Querfalten in regelmäßigen Abständen voneinander. Ich selbst untersuchte ein Exemplar, das im ganzen 493 mm lang ist und von der Herzspitze bis zum After 194 mm mißt, außerdem 4 Tiere von ca. 200—250 mm Gesamtlänge.

Der Magen wird durch eine ziemlich gleichmäßig weite, tief kaudalwärts absteigende Darmschlinge gebildet, deren aufsteigender Schenkel mit geringer Einschnürung am Pylorus in den Darm übergeht. Letzterer besitzt wie der Magen eine kräftige Wandung. Der Anfang des Dünndarms ist mit sehr zahlreichen Appendices pyloricae besetzt. Das folgende Stück steigt ziemlich gerade nach abwärts und setzt sich ohne deutliche Grenze in den Enddarm fort direkt zum After. Der ganze Darm von *Trutta* ist demnach außerordentlich kurz. Sein Lumen nimmt allmählich etwas ab. In der zweiten Hälfte sieht man vielfach bereits von außen ringförmige Querfalten durchschimmern. Abschnitte aus verschiedenen Gegenden des Darmkanals sowohl des großen wie mehrerer kleiner Individuen wurden in Formol ausgebreitet.

Die reichlichen Faltungen der Darmschleimhaut kann man im ganzen als ein doppeltes Netzwerk charakterisieren, das aber in den einzelnen Abschnitten des Darmkanals ein sehr verschiedenes Aussehen bietet. Die Falten sind überall nur von relativ geringer Höhe. Am Beginn des Darmes in der Gegend der Einmündung der Appendices pyloricae bilden gröbere Falten ein Netz mit unregelmäßigen weiten, rundlich-polygonalen Maschenräumen. Bei manchen Individuen besitzen die Hauptfalten bereits am Beginn eine ausgeprägt transversale Anordnung und liegen so dicht aneinander, daß nur schmale Spalträume zwischen ihnen bleiben. Immer sind die Ränder der Hauptfalten am Beginn des Darmes sehr unregelmäßig gebildet, mit mehr oder weniger schlanken und spitzen, zottenartigen Fortsätzen versehen. In den verschieden gestalteten Zwischenräumen der Hauptfalten finden sich feine

niedrige Fältchen, die sich in wechselnder Weise untereinander und mit den Basen der Hauptfalten verbinden, so daß sie kleine flache Grübchen umschließen und so ein zweites Netz von verschiedener Vollständigkeit darstellen. Dieses Faltennetz mit seinen zotten- oder zungenförmigen Anhängen erhält sich auch noch jenseits der Region der Appendices auf eine kurze Strecke und stellt hier eine recht beträchtliche Vergrößerung der Oberfläche dar. Die Querrichtung der Hauptfalten wird jetzt ganz ausgeprägt, aber nun nehmen die Zotten ab und verschwinden bald, die Falten werden immer niedriger, das zarte Netz immer schwächer, bis es schließlich ebenfalls verschwindet. Auf eine kurze Strecke sieht man dann nur noch schwache Querfalten, die vielfach unterbrochen sind und sich gelegentlich durch kleine Seitenzweige untereinander verbinden. In einem nicht unbeträchtlichen zweiten Endabschnitt des Darmes treten wieder sehr ansehnliche Querfalten hervor, die viel stärker sind, als am Anfang, und mehr oder weniger vollständige Ringe bilden. In den weiten Räumen zwischen ihnen bildet die Schleimhaut noch ein feines engmaschiges Netz, das man ebenfalls als ein doppeltes bezeichnen kann, da es von gröberen und feineren Falten gebildet wird. Dieses Netz dehnt sich auch über die Flächen der Querfalten bis zu deren glattem freien Rand aus.

BREHM gibt an (1892, p. 341), daß alle als Larven oder Fliegen im Wasser lebenden Kerbtiere die Lieblingsnahrung der Forelle in jedem Lebensalter bilden, daneben noch kleine Crustaceen. Die junge Forelle frißt außerdem Würmer, Egel, Schnecken, Fischbrut, kleine Fische und Frösche. Das größere, ältere Tier von 1—1,5 kg Gewicht ist ein außerordentlich gefräßiger Raubfisch, der selbst seine eigene Nachkommenschaft nicht verschont. Bei den von mir untersuchten Tieren bildete der Darminhalt eine weiche, sehr zähe, offenbar schleimreiche Masse.

157. *Salmo* (*Curimates*) *unimaculatus* (MECKEL 1829, p. 288).

Die Anordnung des Speisekanals ist ähnlich wie bei *Salmo salar*. Es sind ca. 20 Appendices pyloricae vorhanden. Der Darm ist verhältnismäßig sehr weit. Seine Innenfläche trägt ungefähr im vorderen Sechstel, entsprechend der Mündung der Appendices, „kleine Querfalten, die allmählich verschwinden, allein in dem letzten Drittel bedeutend stärker und dichter aneinander stehend wiedererscheinen“.

158. *Salmo labrax* (RATHKE 1837, p. 349, 350).

Im Mitteldarm bildet die Schleimhaut ein ziemlich weitmaschiges, unregelmäßiges Netzwerk. In der hinteren Hälfte des Darmkanals erscheinen die Schleimhautfalten als mehr oder weniger vollständige Ringe, die in großer Zahl dicht beisammenstehen. Sie halten offenbar den Speisebrei in seinen Fortschritten sehr auf, was bei der geringen Länge des Darmkanals von Vorteil sein mag.

159. *Thymallus thymallus* (Ombre commune CUVIER 1835, p. 378).

Es sind ca. 18 Appendices pyloricae vorhanden. Am Anfang des Darmes bilden Schleimhautfalten ein sehr feines, weiterhin ein gröberes Netz. Am Ende des zweiten Drittels des Darmes treten Querfalten auf, deren sich im ganzen etwa 18 bis kurz vor dem After vorfinden. Das Faltennetz setzt sich an einem Teil der Wandungen noch über die Querfalten hinaus fort.

Die Nahrung der Aesche „besteht aus den Larven verschiedener Wasserkerfe und in letzteren selbst; auch nimmt sie kleine Wasserschnecken und Muscheln zu sich, verschmäht ebensowenig Gewürm und verschont selbst Fischbrut nicht“. Wie die Forelle springt sie nach vorüberschwirrenden Kerfen über den Wasserspiegel empor, geht deshalb auch leicht an die Angel (BREHM 1892, p. 381).

160. *Coregonus (Salmo) lavaretus* (lavaret).

Die Befunde gleichen nach RUDOLPHI (1802, p. 71) im ganzen denen von *Trutta fario*, während CUVIER (1835, p. 378) die große Ähnlichkeit mit *Thymallus thymallus* hervorhebt. Es bestehen nur Verschiedenheiten in der Zahl der Appendices. Die Schleimhaut bildet auch hier Querfalten und jenseits derselben kurze Papillen, zwischen denen sehr feine Falten ebenfalls in querer Richtung verlaufen.

\*\*161. *Epitomynis (Salmo) salvelinus*<sup>1)</sup>.

Zur Untersuchung stand mir ein Exemplar einer als „Bachsaibling“ bezeichneten, in der Saale kultivierten amerikanischen Form zur Verfügung. Dieses Tier mißt im ganzen 330 mm und von der Herzspitze bis zum After 144 mm. Die Anordnung des Magendarmkanals ist dieselbe wie bei der Forelle. Der Magen

---

1) Die Bestimmung dieser Form wurde nicht von mir festgestellt, sondern rührt von dem Fischer her.



bildet eine Schlinge und besteht aus einer langen Pars cardiaca, die spitzwinklig umgebogen in eine ebenfalls lange, aber nur höchstens  $\frac{2}{3}$  der ersteren entsprechende Pars pylorica übergeht. Vom Pylorus zieht der kurze Darm direkt zum After. Der Magenschlauch besitzt eine geringe, ziemlich gleichmäßige Weite. Der Darm zeigt äußerlich keine Sonderung in einzelne Abschnitte. Er ist viel enger als der Magen und ändert seinen Durchmesser nicht wesentlich. Magen und Darm haben eine ganz kräftige Muskelwand. Der Anfang des Darmes trägt auf eine längere Strecke zahlreiche, in zwei Reihen angeordnete Appendices pyloricae. Teile aus verschiedenen Regionen des Darmes wurden in Formol ausbreitet.

Die Schleimhautbefunde sind dieselben wie bei *Trutta fario*. In der Gegend der Einmündung der Appendices pyloricae erkennt man ein doppeltes Netz mit ziemlich engen Maschen. Die Hauptfalten stehen in der Querrichtung und tragen an ihrem freien Rand wechselnde, blatt-, zungen- und zottenförmige Fortsätze. Derselbe Befund besteht auch unmittelbar hinter der Region der Appendices. Die Fortsätze der Hauptfalten sind hier anscheinend schlanker als am Beginn des Darmes, mehr zottenartig. Im letzten Darmabschnitt erscheinen sehr starke, mehr oder weniger vollständig ringförmige Falten, ähnlich den KERKRINGSchen Falten des menschlichen Darmes. In den Räumen zwischen ihnen bildet die Schleimhaut ein unregelmäßiges, nicht sehr enges Netzwerk aus gröberen und feineren Fältchen, die sich auch auf die Flächen der großen Querralten ausdehnen.

Die Saiblinge ernähren sich wie die Renken (*Coregonus*) hauptsächlich von kleinen Tieren, besonders verschiedenen Schmarotzerkrebsen. Sie verschmähen auch kleinere Fische nicht, und große Saiblinge mögen wohl vorwiegend von solchen leben (BREHM 1892, p. 344). Ich fand bei meinem Exemplar einen zähen, glasigen, gelblichen Darminhalt.

## XV. *Ammodytidae*.

### 162. *Ammodytes tobianus*.

Der Magen besteht nach MECKEL (1829, p. 255) aus einem ziemlich langen und engen Cardialteil, einem ansehnlichen, fleischigen, länglich zugespitzten Blindsack und einem kurzen Pfortnerteil. Der Darm verläuft fast ganz gerade und trägt eine lange und verhältnismäßig große Appendix. Ueber das Relief der Schleimhaut konnte MECKEL keine Auskunft geben. Er erwähnt nur eine

Angabe von RATHKE (1824?), daß hier äußerst lange Zotten vorhanden seien. Dies konnte RUDOLPHI (1828, p. 209) nicht bestätigen. Er fand „nur von Falten entstehende lange Fortsätze, die noch dazu bei dem Sandaal so isoliert stehen“, daß er nicht begreift, wie RATHKE diese hat Zotten nennen können.

Als Beute der Sandaale werden angegeben Würmer, Krebstiere (LEUNIS 1883, p. 713) und auch junge Fischbrut (BREHM 1892, p. 222).

## XVI. Ophidiidae.

\*163. *Ophidium barbatum* (Donzelle commune; Figur auf Taf. XVIII).

MECKEL (1829, p. 256) fand den Cardialteil des Magens länger und weiter als bei *Ammodytes tobianus*, den rundlichen Magenblindsack aber nur sehr kurz. Eine Pars pylorica fehlt ebenso wie Appendices pyloricae vollständig. Der Darm ist weit und zieht mit engen, kurzen Windungen zum After. An seiner Innenfläche soll er Längsfalten haben. Dagegen sah CUVIER (1835, p. 390) wenigstens im Beginn des sehr dünnwandigen Darmes ein Netz von Falten bereits von außen durchschimmern.

Das von mir untersuchte Tier hat eine Gesamtlänge von 205 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 54 mm. Der Magen besteht aus einer außerordentlich langen und ziemlich engen Pars cardiaca, einem plumpen, recht ansehnlichen Magenblindsack, dessen Spitze bis zum Ende der Bauchhöhle reicht, und einer ganz kleinen Pars pylorica. Letztere liegt am oberen Ende des Magenblindsackes dicht neben der Einmündung der Pars cardiaca. Appendices pyloricae fehlen. Der Darm hat recht dünne Wandungen und ist am Beginn weit. Nach hinten zu wird er allmählich enger und ist nur undeutlich durch einen verdickten Ring abgegrenzt gegen den weiteren Enddarm, der ca. 2,5 cm über dem After beginnt. Der Darm ist ziemlich lang. Er zieht vom Pylorus erst kranialwärts bis nahe zur Herzspitze, biegt dann nach hinten um bis fast zum Ende der Bauchhöhle, geht wieder nach vorn bis weit kranial vom Pylorus und setzt sich von da in einem ziemlich geradegestreckten Endstück bis zum After fort.

Das Schleimhautrelief fand ich recht schwach, die Oberflächenvergrößerung gering. Am Beginn des Dünndarms, direkt hinter dem Pylorus, bilden gröbere Schleimhautfalten, die schräg oder quer angeordnet sind, mit Hilfe schmalerer Seitenäste ein mehr oder weniger vollkommenes Netz mit sehr weiten, polygonalen

Maschenräumen. Diese werden durch zarte Faltenverästelungen wieder in kleinere, nicht allseitig abgeschlossene Bezirke geteilt. Von einem zweiten, feineren Faltennetz kann nicht eigentlich die Rede sein. In dem sehr dünnwandigen mittleren Teil des Dünndarms erkennt man nur noch Spuren eines weitmaschigen Netzes niedriger Falten. Dieses kommt erst wieder deutlicher zum Vorschein im Enddarm. Es verhält sich hier ähnlich wie am Beginn, zeigt gröbere Falten, die zum Teil deutlich transversal verlaufen, und in den weiten Maschen ein unvollkommenes feines Netz, dessen Maschenräume ebenfalls nicht eng sind.

Die Nahrung dieses Fisches besteht nach BREHM (1892, p. 222) aus kleinen Krabben und Fischen. Ich fand in der Mundhöhle meines Exemplares mehrere *Brachyochirus* (*Gobius pellucidus*), die aber auch zufällig hineingelangt sein könnten, und im Darm Reste von Crustaceen.

#### XVII. Gymnotidae.

164. *Gymnotus electricus* (MECKEL 1829, p. 256).

Der Magen ist rundlich und stark fleischig, mit einem kurzen Blindsack versehen, der Darm mittelmäßig lang und eng. In ihn münden 12 kurze Appendices pyloricae, die sich in sehr zahlreiche Aeste spalten. Die Innenfläche des Darmes ist „fast ganz glatt, schwach zellig“.

Der *Gymnotus* frisst alle für ihn verschlingbare Beute; Fische, Krabben, Kerbtiere und auch Amphibien werden besonders aufgeführt (BREHM 1892, p. 393; LEUNIS 1883, p. 760).

165. *Carapus brachyurus*.

MECKEL (1829, p. 257) findet die Verhältnisse ähnlich wie bei *Gymnotus*, nur den Magen dünnhäutig, den Magenblindsack größer und 6 einfache, ziemlich lange Appendices pyloricae. Nach CUVIER (1835, p. 389) ist der Darmkanal der „*Carapes* (*Gymnotus carapo* BL.)“ ziemlich lang und mit nur 2 Appendices versehen. Im Duodenum soll die Schleimhaut ein Netz mit ziemlich tiefen Maschen bilden.

Ueber die Ernährung fehlen mir Mitteilungen.

#### XVIII. Symbranchidae.

166. *Symbranchus* (MECKEL 1829, p. 257).

„Der Speisekanal ist ganz gerade, überall fast gleich weit und ohne Pfortneranhänge, der After befindet sich am Anfang des



letzten Viertels des Körpers. Die der Länge nach gefaltete Speiseröhre ist hier vielleicht länger als bei irgend einem Fische, indem sie das vordere Viertel des Speisekanals beträgt. Der ganz gerade Magen ist nur ungefähr halb so lang, stärker gefaltet, außerdem zellig, nach hinten allmählich verengt und durch einen starken Pförtner vom Darm geschieden, dickfleischig. Der Darm, der dem größten vorderen Teil des Magens an Weite gleichkommt, aber außerordentlich viel dünnhäutiger ist, ist an seiner inneren Fläche durch größere und kleinere, niedrige, allmählich kleiner werdende Maschen in dem größten vorderen Teile seines Verlaufes ungleich, hinten ganz glatt, ohne Spur einer Dickdarmklappe.“

Angaben über die Ernährung dieses Fisches fehlten in den von mir herangezogenen Werken.

### XIX. Muraenidae.

Die Muränen sind fleischfressende Raubfische (LEUNIS 1883, p. 761; BREHM 1892, p. 397).

\*167. *Anguilla anguilla* (2 Figuren auf Taf. XVIII).

Nach MECKEL (1829, p. 258) stimmen *Muraena* (*Anguilla*?), *Ophisurus* und *Muraenophis* in der Anordnung des Speisekanals überein. Sie besitzen einen sehr langen, fleischigen, engen, stark zugespitzten Magensack, eine kurze Pars pylorica und einen sehr kurzen, wenig gewundenen, fast gerade verlaufenden Darm. Appendices pyloricae fehlen anscheinend bei allen dreien. Die Darm-schleimhaut des Aales nennt RUDOLPHI (1802, p. 63) ein blättriges, zelliges Gewebe und schildert sie folgendermaßen: „Größere Falten anastomosieren auf allen Seiten mit anderen Falten und machen dadurch gleichsam Zellen, deren Wände nahe aneinander stehen. Diese Erhebungen der innersten Haut sind wieder gefaltet und gleichsam kraus; oben im Darm betragen sie wohl eine Linie, weiterhin werden sie immer kleiner, so daß die innerste Haut näher nach dem After zu ein netzförmiges Aussehen gewinnt.“ Damit stimmen im wesentlichen die Angaben von CUVIER (1810, p. 529; 1835, p. 388) und MILNE EDWARDS (1860, p. 388) überein. Nach CUVIER bilden die in verschiedenen Richtungen sich vereinigenden Falten polygonale Maschen, die wieder kleinere, von niedrigeren Falten gebildete Maschenräume einschließen.

Ich untersuchte 2 Exemplare, neben einem sehr kräftigen über einen Meter langen Tier ein zweites, das im ganzen 480 mm und von der Herzspitze bis zum After 143 mm mißt. Der Oeso-

phagus geht in eine lange, ziemlich weite Pars cardiaca über, und daran schließt sich ein sehr langer, schlanker, geradegestreckter Blindsack von ganz ansehnlicher Weite. Dessen Spitze reicht beinahe bis zum Ende der Bauchhöhle. Die Pars pylorica, die aus dem oberen Ende des Blindsackes entspringt, liegt dicht neben dem unteren Abschnitt der Pars cardiaca, ist aber viel kürzer und auch etwas enger als diese. Vom Pylorus zieht der anfangs recht weite, allmählich an Umfang abnehmende Darm ziemlich gerade nach hinten zum After. Nur wenige Centimeter oberhalb der Ausmündung bildet er eine kleine Schlinge, und hier sieht man auch eine wenig deutliche Einschnürung, die Grenze zwischen Dünndarm und dem etwas weiteren Enddarm. Appendices pyloricae fehlen. Stücke aus Anfang, Mitte und Ende des Dünndarms sowie aus dem Enddarm wurden in Formol ausgebreitet.

Die Konfiguration der Schleimhaut stimmt bei beiden Individuen völlig überein. Wir finden durch den ganzen Darm hindurch ein überaus zierlich gebautes doppeltes Netzwerk von Falten, das am Beginn am mächtigsten ausgebildet ist und im weiteren Verlauf schwächer wird, aber auch im Dickdarm noch recht ansehnlich erscheint. Die hohen Hauptfalten verlaufen in welligen oder Zickzacklinien im ganzen der Längsrichtung des Darmes entsprechend. Sie stehen hier und da untereinander in Verbindung und umschließen rautenförmige oder polygonale tiefe Gruben von wechselndem Umfang. In diese Gruben erstrecken sich niedrigere feine Seitenäste der Hauptfalten und bilden hier, miteinander anastomosierend, ein unregelmäßiges Netzwerk. Auf den Seitenflächen der Hauptfalten laufen in senkrechter Richtung feine Rippen entlang, die von zarten Schleimhautfältchen gebildet sind. Die Ränder der Hauptfalten sind glatt.

Der sehr gefräßige, aber des kleinen Maules halber nicht sehr raubfähige Aal nährt sich hauptsächlich von niederen Tieren, allerhand kleinen Wassertieren, namentlich Würmern und Krebsen zur Zeit der Häutung, ferner von Fischlaich. Er überfällt auch kleine Fische und Frösche und soll auch das Aas größerer Tiere annehmen (LEUNIS 1883, p. 762; BREHM 1892, p. 400). Ich fand im Darm der von mir untersuchten Tiere einen reichlichen, breiigen, gelblich gefärbten, ziemlich dünnflüssigen Inhalt.

\*168. *Conger conger*.

Die Befunde sind nach CUVIER (1810, p. 530; 1835, p. 389) genau wie bei *Anguilla*. Das Faltennetz sei besonders deutlich im vorderen Teil des Darmkanals.

Das von mir untersuchte Tier hat eine Gesamtlänge von 634 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 155 mm. Die makroskopischen Verhältnisse des Darmtrakts gleichen sehr denen bei *Anguilla anguilla*. Wir finden eine ziemlich lange und weite Pars cardiaca, einen außerordentlich langen, bis zum Ende der Bauchhöhle ausgedehnten, schlanken Magenblindsack und dicht neben dem Ende der Pars cardiaca eine etwas engere und viel kürzere Pars pylorica. Appendices pyloricae fehlen. Der Darm ist anfangs ziemlich weit und besitzt dicke muskulöse Wandungen, gegen den After zu wird er enger, seine Wandungen viel dünner. Eine deutliche Grenze gegen den weiteren, aber ebenfalls sehr zartwandigen Dickdarm konnte ich nicht auffinden. Der Darm ist kurz. Er zieht im ganzen gerade nach hinten zum After und bildet wenige Centimeter oberhalb des letzteren einige geringe Windungen. Teile aus verschiedenen Abschnitten von Dickdarm und Dünndarm wurden in Formol ausgebreitet.

Der Schleimhautbefund gleicht in der Tat, wie CUVIER angab, sehr den Verhältnissen bei *Anguilla*. Wir finden ein doppeltes Netz von Falten, das am Beginn des Dünndarms sehr ansehnlich ist und dann allmählich stark abnimmt. Die Hauptfalten bilden ausgeprägt longitudinale Zickzacklinien. Gegen das Ende des Dünndarms und im Mastdarm besteht nur noch ein einfaches, weitmaschiges, unregelmäßiges Netzwerk von niedrigen Falten.

Der Seeaal ist ein ungemein gefräßiger Raubfisch, der auch schwächere Mitglieder seiner eigenen Art nicht verschont. Er ist mit Leichtigkeit im stande, Muschelschalen zu zermalmen, und bemächtigt sich der in den Hummerkörben gefangenen Krebse (BREHM 1892, p. 404). Das mir vorliegende Exemplar enthielt noch in der zweiten Hälfte des Darmes eine große harte Krebschere, wodurch das Lumen des Darmes beträchtlich erweitert und das Schleimhautrelief ganz zum Verschwinden gebracht war.

#### \*169. *Conger niger*.

Beim „Congre noir“ fand CUVIER (1835, p. 389) die Darmwandung sehr dünn und die Bänder und Fäden des Netzes weniger dick als bei *Conger conger*.

Das mir vorliegende Exemplar hat eine Gesamtlänge von 772 mm und mißt von der Herzspitze bis zum After 180 mm. Die Disposition und das makroskopische Verhalten des Magen-darmkanals ist dasselbe wie bei *C. conger*. Der Magenblindsack ist etwas dicker, da durch reichlichen Inhalt aufgetrieben, die



Muskulatur auch am Ende des Darmkanals noch ziemlich kräftig. Eine äußerliche Abgrenzung zwischen Dünndarm und Dickdarm fehlt, wohl aber findet sich eine Klappe ganz kurz vor dem After. Stücke aus Mitte und Ende des Darmes wurden in Formalin ausbreitet.

Im Gegensatz zu CUVIER fand ich bei meinem Exemplar die Darmwandung kräftig und das Relief stark ausgebildet. Die Faltungen der Darmschleimhaut zeigen denselben Typus wie bei *Anguilla*. Das doppelte Faltennetz ist am Beginn und in der Mitte des Dünndarms ebenso ausgebildet wie beim Aal und die Präparate nicht zu unterscheiden. Gegen das Dünndarmende werden die Faltungen viel schwächer und im Enddarm wieder etwas stärker. Ein doppeltes Netz von gröberen und feineren Falten ist hier noch deutlich zu unterscheiden.

Im Magen dieses Exemplars fand ich mehrere halbverdaute kleine Fische.

\*170. *Muraena helena* (Figur auf Taf. XVIII).

Die Innenfläche trägt nach einer älteren Angabe von CUVIER (1810, p. 530) nur leichte Runzeln, die rautenförmige Felder umschließen. Der Darm ist kurz und fast geradegestreckt. Später (1835, p. 389) fand er ein polygonales Maschennetz nur im ersten Drittel des Dünndarms deutlich ausgeprägt. Weiterhin soll es abnehmen und durch einige Längsfalten ersetzt werden, um endlich im Rectum wieder aufzutreten. Nach MECKEL (1829, p. 258) ist die Schleimhautoberfläche von *Muraenophis* zellig, besonders stark im Anfangsteil des Darmes. OWEN (1866, p. 421) erwähnt nur kurz das Vorkommen von netzförmigen Falten.

Das von mir untersuchte Tier mißt im ganzen 634 mm und von der Herzspitze bis zum After 205 mm. Form und Lage des Darmtraktes ist dieselbe wie bei den anderen Muränen, nur ist der Magenblindsack vielleicht etwas kürzer, allerdings auch leer, und der Darm ebenfalls kürzer, insofern er ohne jede Windung vom Pylorus direkt zum After zieht. Stücke aus dem Anfang und der Mitte des Dünndarms sowie aus dem äußerlich nicht abgegrenzten Enddarm dicht vor dem After wurden in Formol ausbreitet.

Auch hier ist auf der Schleimhautinnenfläche dasselbe doppelte Faltennetz ausgeprägt wie bei den übrigen Muränen. Anfangs stark ausgebildet, nimmt es in der Mitte des Dünndarms ab und

läßt dann gegen das Ende nur noch deutliche Längsfalten hervortreten. Im Enddarm findet sich wieder ein Netzwerk, hier aber nur ein einfaches, von niedrigen Falten gebildet, mit weiten unregelmäßigen, polygonalen Maschenräumen.

Die Muräne lebt nach GÜNTHER (1886, p. 487) von Fischen, nach BREHM (1892, p. 408) vorwiegend von Krebsen und Tintenschnecken. Ihre Gefräßigkeit soll sehr groß sein.

## XX. Ophisuridae.

### 171. *Ophisurus serpens*.

Das Relief der Schleimhaut gleicht nach CUVIER (1835, p. 389) dem von *Anguilla*. Die Maschen des Faltennetzes sind vielleicht noch zahlreicher. Kleinere werden von größeren umschlossen. Das Netz ist noch gegen das Ende des Dünndarms zu sehr ausgeprägt. Im Rectum wird dasselbe durch breite Längsbänder gebildet, die, durch schmalere Querstreifen untereinander verbunden, viereckige Maschenräume einschließen. Auch nach MECKEL (1829, p. 258) ist die Innenfläche des Darmes von *Ophisurus* zellig gebildet.

Angaben über die Ernährung dieses Fisches fehlten in den herangezogenen Werken.

## B. *Plectognathi*.

### I. *Sclerodermidae*.

#### 172. *Balistes*.

Nach CUVIER (1835, p. 392) kommen bei den *Plectognathen* niemals *Appendices pyloricae* vor. Der Magen erscheint durch seine cylindrische Form und geringe Kapazität sowie durch seinen allmählichen Uebergang (wenigstens äußerlich) in den Darm rudimentär, wenn auch nicht in so hohem Grade wie bei den *Cypriiden*. Bei *Balistes* findet CUVIER (1810, p. 527; 1835, p. 393) den Magen muskulös, den Darm dünnhäutig und an seiner Innenfläche größtenteils glatt. Am Anfang des letzten Drittels trägt der sich gegen das Rectum stark erweiternde Darm einige Anschwellungen. In dieser Gegend erscheint die Schleimhaut sammetartig, mit sehr niedlichen Zotten besetzt. Allein in dem kurzen Mastdarm finden sich Längsfalten. EDINGER zitiert eine Angabe von RATHKE (1824?), wonach unter anderen bei *Balistes* der Rand der Schleimhautfalten gekräuselt und vielfach ausgeschnitten sei. Er selbst führt den Darm von *Balistes* als eine der seltenen

Stellen an, wo sich unter den Fischen und speziell den Teleostiern zottenartige Auswüchse der Darmschleimhaut finden. Diese hätten ganz denselben Bau „wie die übrigen Teile der Falten, aus denen sie auch durch mannigfache Uebergänge hervorgehen“.

Die Balistes-Arten nähren sich nach LEUNIS (1883, p. 764) und GÜNTHER (1886, p. 494) vorwiegend von Muscheln, die sie nach Eröffnung der Schale auffressen, und von Korallen, die von den Stöcken abgebissen werden. Dagegen gibt BREHM (1892, p. 416) neben Korallentierchen vorwiegend Tange als Nahrungsmittel der Hornfische an.

173. *Monacanthus* (*Balistes penicilligerus* CUVIER 1835, p. 393).

Der Darm ist sehr weit, ungleichmäßig erweitert durch Nahrungsbestandteile. Seine Wandungen sind dünn, durchscheinend, an der Innenfläche mit Längsfalten versehen, die gegen den Anus sehr fein werden.

Das Gebiß von *Monacanthus* gleicht dem von *Balistes* (GÜNTHER 1886, p. 495) und wird wohl auch in ähnlicher Weise verwandt zum Abbeißen von Korallen und Eröffnen von Muschelschalen.

174. *Ostracion* (*Coffre parallépipède* CUVIER 1835, p. 394).

Der Darmkanal ist anfangs etwas erweitert, dann bis zum Ende ziemlich gleichmäßig. Die Schleimhaut erscheint ganz am Beginn sammetartig und bildet kleine wellige Falten; weiterhin wird sie glatt im Rest des Duodenum, des ersten erweiterten Darmabschnittes. Dann treten die kleinen Falten wieder auf bis zum Rectum, dessen Innenfläche einige etwas stärkere parallele Längsfalten zeigt.

Die Nahrung der Kofferfische soll nach BREHM (1892, p. 418) aus Krebsen und Weichtieren bestehen.

## II. *Gymnodontidae*.

175. *Tetrodon hispidus*.

CUVIER (1810, p. 527; 1835, p. 392) schildert den Darmkanal der Gattung *Tetrodon* als sehr kurz und ziemlich dickwandig. Das Lumen ist überall ungefähr gleich weit, und die Innenfläche trägt wellig verlaufende Längsfalten, die im Mastdarm am stärksten ausgeprägt sind. Nach MECKEL (1829, p. 295) ist der Darm sehr dünnhäutig und verengt sich allmählich von vorn nach hinten, um sich dann gegen den After wieder zu erweitern. An seiner Innenfläche fand er ziemlich starke Längsfalten.



176. *Tetrodon testudinarius* (MECKEL 1829, p. 295).

Auf der Darmschleimhaut beobachtete MECKEL „sehr deutliche und lange Zotten, die aber in Längenreihen stehen“. Er glaubt hier einen Uebergang zu den Befunden bei *Orthogoriscus mola* zu sehen.

Nach LEUNIS (1883, p. 765) und GÜNTHER (1886, p. 497) dienen Korallen und hartschalige Weich- und Krustentiere zur Ernährung der *Tetrodon*-Arten.

177. *Orthogoriscus (Tetrodon) mola*.

MECKEL (1829, p. 293) schildert den Speisekanal als verhältnismäßig sehr lang; CUVIER (1810, p. 528; 1835, p. 392) nennt ihn nur verhältnismäßig länger als bei anderen *Tetrodon*-Arten. Weite des Lumens und Dicke der Wand sind anfangs beträchtlich und nehmen gegen den After zu allmählich ab. Der Magen ist äußerlich vom Darm nicht gesondert. Die Schleimhautoberfläche ist mit zottenartigen Faltungen bedeckt, über deren Einzelheiten die Autoren nicht ganz übereinstimmen. RUDOLPHI (1828, p. 209) gibt an, daß *Orthogoriscus mola* unter mehr als 100 von ihm untersuchten Arten der einzige Fisch ist, in dessen oberem Darmteile die Innenfläche täuschend Zotten darstellt. Er fährt dann fort: „Bei näherer Untersuchung findet man aber doch wesentliche Unterschiede. Es sind nämlich nirgends haarförmige, zarte Verlängerungen, sondern platte, mehr oder weniger breite, aus einem harten Epithelium gebildete Fortsätze, die sich auf das mannigfaltigste und unregelmäßigste teilen, so daß ein solcher Fortsatz 10 bis 12 wie zerrissene Spitzen bildet. So etwas kommt nie bei Säugtieren und Vögeln vor.“ Nach der ersten Darstellung von CUVIER (1810) ist der erste Darmteil, der dem Magen zu entsprechen scheint, ausgezeichnet durch dünne Wände und Längsfalten der Schleimhaut. Dagegen konnte MECKEL einen solchen Magenabschnitt nicht erkennen, sondern fand nur eine mit Längsfalten versehene kurze Speiseröhre. Auch ist in der späteren Schilderung von CUVIER (1835) von diesem Magenabschnitt keine Rede mehr. Vielmehr stimmen beide Autoren darin überein, daß sich im Anfangsteil des Darmes grobe Zotten vorfinden. Sie sind nach MECKEL „zugleich sehr zusammengesetzt, indem sich 50—60 kleine Nebenzacken von ihrem Umfange wegbegeben“. Nach hinten zu werden die Zotten allmählich immer kleiner und verschwinden nach CUVIER nicht weit vor dem Anfang des Mastdarms. Hier tritt an ihre Stelle ein feines, aus vieleckigen Maschen gebildetes Netz. Dies bestätigt auch MECKEL, er sah aber, daß von den Wänden dieser

Netzmaschen überall deutliche Zotten entsprangen, die nie verschwinden. Im Rectum fanden beide Autoren übereinstimmend wieder längere, dichtstehende Zotten. MECKEL meint, daß in Anbetracht der großen Länge des Darmkanals und der außerordentlichen Vergrößerung der Oberfläche durch die starken Zotten es ungeachtet der Einfachheit des Baues kaum ein Tier gäbe mit verhältnismäßig so großem Speisekanal wie *Orthogoriscus mola*. Nach OWEN (1866, p. 422) ist die Schleimhaut hier gleichzeitig netzförmig gefaltet und mit Zotten versehen, die am Anfang des Darmes am längsten sind.

Während GÜNTHER (1886, p. 498) als Nahrung des Mondfisches kleine pelagische Krustentiere angibt, erwähnt BREHM (1892, p. 422) eine Mitteilung, wonach er von Meerpflanzen lebt.

### C. Lophobranchii.

178. *Syngnathus acus* (pelagicus, variegatus).

CUVIER (1810, p. 526; 1835, p. 391) und MECKEL (1829, p. 291) schildern übereinstimmend den Speisekanal der Lophobranchii resp. von *Syngnathus* als sehr einfach, kurz und dünnwandig. Er zieht gerade nach abwärts vom Mund zum After und ist nach MECKEL nicht deutlich gesondert in Magen und Darm. CUVIER fand den cylindrischen Magen durch eine leichte Einschnürung vom übrigen Darmkanal abgesetzt und mit stärkerer Muskelwand versehen. Appendices pyloricae fehlen. Die Schleimhaut bildet nach CUVIER in dem ersten, dem Magen entsprechenden Anfangsstück des Darmkanals breite, parallele, gerade, nicht wellenförmig verlaufende Falten, weiterhin kleine, wellenförmige, verästelte Längsfalten. Die Innenfläche des Mastdarms trägt dicke, dicht nebeneinander stehende, wellenförmige Längsrünzeln, die durch Queräste miteinander verbunden sind. MECKEL fand die Innenfläche des Darmes nur schwach der Länge nach gefaltet. Nach RATHKE (1837, p. 349, 350) verlaufen die Schleimhautfalten im Mitteldarm von *Syngnathus variegatus* im Zickzack, „so daß sie meistens spitze, seltener rechte Winkel bilden, jedoch mitunter auch unterbrochen sind; dagegen stellen sie im Afterdarm der Syngnathen ein ziemlich weitmaschiges und unregelmäßiges Netzwerk dar“. PILLIET (1885, p. 305) sah im ersten Abschnitt des Darmes von *Syngnathus* zahlreiche, weiterhin nur sehr einfache und wenig hervortretende Schleimhautfalten.

179. *Syngnathus argentosus* (*Siphonostoma argentatum*?) [RATHKE 1837, p. 349, 350].

Es liegen dieselben Verhältnisse vor wie bei *Syngnathus variegatus*.

Die Seenadeln leben von allerlei kleinen Tieren, namentlich jungen, dünnchaligen Krebsen, kleinen Weichtierchen, Würmern u. dergl. (LEUNIS 1883, p. 768; BREHM 1892, p. 412).

### Vergleichung und Zusammenfassung.

Zunächst seien die oben mitgeteilten Einzelbefunde nach den verschiedenen Familien zusammengestellt.

Bei 9 Arten der Percidae und der mit ihnen nahe verwandten Maenidae finden wir überall Faltungen der Dünndarmschleimhaut. Ueberall, mit Ausnahme des hinteren Mitteldarmabschnittes von *Smaris*, sind diese Falten durch Seitenäste miteinander verbunden und begrenzen somit rautenförmige oder polygonale Felder. Eine vorwiegend longitudinale Richtung der Falten wurde festgestellt bei *Perca fluviatilis*, *Acerina cernua*, *Labrax lupus* und *Smaris vulgaris*, während für die übrigen Arten nur die Existenz eines Netzwerkes von Falten angegeben wird ohne Hinweis auf eine bestimmte Hauptrichtung derselben. Sehr ansehnliche Falten mit gekräuselter, wellig verlaufendem freien Rand sind bei *Perca fluviatilis*, *Acerina cernua* und *Labrax lupus* am Anfang des Darmes beobachtet. Bei *Lucioperca lucioperca* sollen einzelne Fältchen „stärkere Verlängerungen“ bilden. Bei den mit ansehnlichen Falten am Beginn des Darmes ausgestatteten Formen (*Acerina*?) sind die Zwischenräume zwischen den Hauptfalten mit einem feineren polygonalen Faltennetz bedeckt. Gegen das Ende des Darmes werden die Hauptfalten immer niedriger, und es bildet sich ein ziemlich gleichmäßiges, niedriges Maschenwerk von Falten aus. Ein solches scheint bei den übrigen Formen im ganzen Dünndarm zu bestehen, wie ich es bei *Serranus cabrilla* feststellte, wobei eine Längsrichtung der Falten meist nicht hervortritt. Alle Percidae und Maenidae werden als Fleischfresser bezeichnet. Sie nähren sich von Würmern, Insektenlarven, Krebsen, Fischlaich, Fischen und der Barsch selbst von Lurchen und kleinen Säugern. Nur der Kaulbarsch soll auch Gras und Ried fressen. Die Beute wird in einem mit langem Blindsack versehenen Magen geborgen. Der ziemlich kurze Darm ist mit Appendices pyloricae versehen.



Die Squamipinnes sollen sich meist von kleinen weichen Seetieren nahren. Von 5 bearbeiteten Arten zeigen 4 im Zickzack verlaufende Schleimhautfalten. Nur bei *Chaetodon ciliaris* fand MECKEL wellenförmige Längsfalten, die teilweise zu einem Netz verbunden sind. Der Darm ist ziemlich lang, mit Appendices versehen, der Magen von *Chaetodon ciliaris* ohne Blindsack.

Einen Magen mit großem Blindsack, zahlreiche Appendices und einen relativ kurzen Darm fand ich bei den Mullidae, deren Nahrung aus Weichtieren und mehr oder weniger weichen Krebsen besteht. Das Relief der Darmschleimhaut besteht aus einem feinen Netz von Falten, das bei *M. surmuletus* gegen das Ende verschwinden soll.

Recht verschiedenartige Verhältnisse bestehen in der Gruppe der Sparidae, die zum Teil als Fleischfresser, zum Teil als Pflanzenfresser bezeichnet werden.

Unter den Sarginae hat der von hartschaligen Tieren sich ernährende *Sargus annularis* im Mitteldarm ein einfaches Netz von Falten, im Afterdarm Zotten, während der ganze mäßig lange Darmkanal von *Charax puntazzo* mit Papillen besetzt sein soll.

Auch die Pagrinae leben von hartschaligen Tieren, Weichtieren und Krustern. Bei *Chrysophrys aurata* fand ich die Oberfläche der Darmschleimhaut ähnlich wie bei *Perca* und *Labrax* mit einem Netz von Falten bedeckt. Anfangs bestehen sehr hohe Längsfalten mit gekräuselterm und eingeschnittenem freien Rand und zwischen ihnen ein feineres Netz. Letzteres bleibt bis zum Ende erhalten, während die großen, longitudinalen Falten nach hinten allmählich verschwinden. Als Nahrung dienen hauptsächlich Muscheln, deren Schalen aber nicht mit in den Darm gelangen. Zahlreiche Falten sollen bei *Pagellus bogaraveo*, ein feines Netz bei *Pagellus centrodontus* bestehen und die Innenfläche des Darmes von *Pagrus spinifer* und *Lethrinus bungus* glatt sein. *Chrysophrys* hat einen schlingenförmigen Magen mit kurzem Blindsack und einen mittellangen Darm mit kräftiger Wandung, während diese bei *Pagrus spinifer* und *Lethrinus bungus* dünn ist. *Pagellus centrodontus* scheint auch Seegras zu fressen. Appendices pyloricae fehlen bei *Pagrus spinifer*.

Unter den Cantharinae fand ich bei der Gattung *Box* einen schlingenförmigen Magen mit kurzem Blindsack, einen langen, ziemlich weiten Darm mit mehreren Appendices pyloricae. Das Schleimhautrelief ähnelt dem der Percidae. Es besteht aus Faltennetzen mit deutlicher Ausprägung der Längsfalten. Bei den größeren

Tieren finden sich am Anfang des Darmes sehr ansehnliche Falten, deren freier Rand krausenartig und mit Einschnitten versehen ist. Das Faltennetz ist hier auch streckenweise ein doppeltes. Die Gattung *Box* gilt als herbivor.

*Holocentrum* als Vertreter der *Berycidae* hat einen mäßig langen Darm mit glatter Innenfläche. Ueber seine Ernährung kann ich keine Angaben machen.

Unter den *Sciaenidae* trägt *Pristipoma* auf der Innenfläche des Darmes Zotten, die übrigen 4 untersuchten Gattungen Falten, die mehr oder weniger regelmäßig longitudinal verlaufen und meist zu einem Netz untereinander verbunden sind. Die Falten werden als grob geschildert bei *Lobotes* und *Corvina*. Der Darm ist kurz und mit *Appendices pyloricae* versehen. Alle *Sciaenidae* sind Fleischfresser. Sie nähren sich von Würmern, Weichtieren und Fischen, *Umbrina* und *Corvina* auch von Seegras und Tangen.

Die *Scombridae* sind alle Fleischfresser. Sie nähren sich vorwiegend von Fischbrut und Fischen, für *Zeus* und *Xiphias* werden auch noch Tintenfische erwähnt. Kruster und Muscheln scheinen die Hauptnahrung der *Echeneis*-Arten zu bilden. Der Magen stellt einen mehr oder weniger umfangreichen länglichen oder rundlichen Blindsack dar bei *Zeus*, *Brama*, *Stromateus* und *Xiphias*, dagegen ist er mehr schlingenförmig mit einem schlanken Blindsack bei *Scomber* und *Echeneis*. *Appendices pyloricae* sind überall vorhanden. Der Darm ist kurz oder nicht lang bei *Scomber*, *Zeus*, *Brama*, *Echeneis remora*, mäßig lang bei *Xiphias*, lang bei *Stromateus* und *Echeneis naucrates*. Auch die Reliefverhältnisse sind sehr wechselnd. Eine geringe Oberflächenvergrößerung bietet *Scomber* mit einem schwachen Faltennetz, eine stärkere *Brama*, dessen Darm am Anfang ein Netz von starken, vorwiegend longitudinalen Falten darbietet und am Ende glatt ist. Ziemlich grobe, netzförmig verbundene Längsfalten mit einem feineren Netz in den Zwischenräumen zeigte *Zeus* und nur geschlängelte Längsfalten der Darm von *Stromateus*. Die Angaben über *Xiphias* sind schwankend. *RUDOLPHI* beschrieb ein starkes Faltennetz, *MECKEL* mit Zotten besetzte Querfalten. Sehr auffällig sind die Verschiedenheiten von *Echeneis naucrates* und *remora*. Bei ersterem trägt der lange Darm zahlreiche spitze Zotten in Längsreihen, bei letzterem der kurze Darm nach *MECKEL* teilweise untereinander verbundene Längsfalten, nach *CUVIER* eine glatte Oberfläche.

Die Befunde bei den fleischfressenden *Trachinidae* sind insofern einheitlich, als sich bei den untersuchten Genera ein

doppeltes Netz von niedrigen Schleimhautfalten mit engen Maschen vorfindet. Bei *Uranoscopus* dehnt sich dies mit geringen Modifikationen durch den ganzen Darm aus und zeigt mehr oder weniger deutlich eine Längsanordnung der Hauptfalten; dagegen ist es bei *Trachinus* auf den Anfang und das Ende des Darmes beschränkt, während in einem mittleren Abschnitt nur Längsfalten mit schwachen Seitenästen bestehen. *Uranoscopus* lebt von Fischen, *Trachinus* vorwiegend von kleinen Krustern. Beide besitzen einen großen Magenblindsack und einen mit *Appendices pyloricae* versehenen, ziemlich langen Darm.

Der Darmkanal der *Batrachidae* ist anscheinend von dem der *Lophiidae* nicht sehr verschieden. Vertreter beider Familien besitzen einen Magen mit mehr oder weniger großem Blindsack und einen mittellangen Darm, der nur bei *Lophius* *Appendices pyloricae* trägt. Die Schleimhaut bildet ein einfaches Netz von nicht sehr starken Falten, die mehr oder weniger deutlich longitudinal verlaufen. Die Maschen sind ziemlich weit. Ganz schwach wird das Relief am Ende des Dünndarms. Im Rectum besteht ein doppeltes Netz mit sehr stark hervortretenden Längsfalten, deren freier Rand leicht gezähnt erscheint. Bei *Batrachus* sollen nach MECKEL nur einfache Längsfalten vorkommen, nach CUVIER der Befund mit *Lophius* übereinstimmen. Alle sind Fleischfresser, und zwar leben der gefräßige *Lophius* und Mälthe von Fischen.

Unter der großen Zahl von fleischfressenden *Cottidae*, über welche Berichte vorliegen, sind die Befunde nicht ganz einheitlich. Die Genera *Peristedion*, *Trigla*, *Scorpaena*, *Sebastes* und zum Teil auch *Cottus* bieten ein Netz von Schleimhautfalten, das nirgends sehr stark ausgeprägt ist, meist am Anfang gröber und weiterhin feiner bis zum Enddarm, wo gewöhnlich die Falten wieder stärker werden. Das Faltennetz ist meist ein einfaches mit weiteren Maschen; doppelt und mit engen Maschen fand ich es nur bei *Trigla lyra* und *Scorpaena*. Hier und da tritt ein Längsverlauf der Schleimhautfalten deutlich hervor, besonders im hinteren Teil des Darmes von *Peristedion*, wo die Seitenäste verschwinden und meist im Enddarm. Nirgends fand ich die Darminnenfläche glatt, wie dies CUVIER für einen Teil des Darmes von *Peristedion* und *Trigla* angibt. Bei den eben genannten Formen mit Ausnahme von *Cottus* ist der Darm von mittlerer Länge. Bei *Trigla* ist der Magen schlingenförmig und mit einem Blindsack versehen, bei *Peristedion*, *Scorpaena* und *Sebastes* bildet der Blindsack den Hauptteil des Magens. *Appendices pyloricae* scheinen nur bei *Synanceia verrucosa*



zu fehlen. Hier soll die Darmschleimhaut Längsfalten bilden, während CUVIER in dem nicht langen Darm von *Synanceia horrida* leichte Falten und Zotten beobachtete. Im Genus *Cottus* ist der Darm kurz, bei *C. gobio* angeblich glatt, bei *C. scorpius* und *niloticus* mit einem Faltennetz versehen. Nur PILLIET sah bei *C. scorpius* Zotten. Die Nahrung besteht vorwiegend aus Krustern neben schalenlosen Weichtieren, Quallen, Muscheln (*Peristedion*, *Trigla*, *Scorpaena*, *Sebastes*, *Cottus scorpius* und *niloticus*). Von Laich und Kerbtieren lebt *Cottus gobio*, verzehrt aber bei seiner großen Gefräßigkeit auch Fische ebenso wie *Cottus scorpius*, *Scorpaena*, *Sebastes* und *Synanceia*.

Dem Darmkanal von *Pegasiidae* fehlt ein gesonderter Magen, ebenso wie *Appendices pyloricae*. Die Darmschleimhaut trägt schwache Längsfalten.

Unter den pflanzenfressenden *Theutidae* besitzt *Th. hepatus* einen sehr langen, dünnwandigen Darmkanal, dessen Innenfläche nach CUVIER leicht gezottet ist. *Appendices pyloricae* sind vorhanden.

Die in der Literatur vorliegenden Mitteilungen über die fleischfressenden *Gobiidae* lassen sich dahin zusammenfassen, daß ein gesonderter Magen fehlt und die Innenfläche des mittellangen Darmes mehr oder weniger gerade verlaufende Längsfalten trägt, die vielfach durch Seitenäste zu einem Netzwerk verbunden sind. Stellenweise sind am Anfang des Dünndarms die Falten am Rande gezackt oder sogar so tief eingeschnitten, daß sie förmliche Zotten darstellen. *Appendices pyloricae* fehlen oder sind nur in geringer Zahl vorhanden. Als Nahrung dienen Würmer, Garneelen, Fisch-eier und auch Tange.

Auch die *Callionymidae* sind Fleischfresser. Sie leben von Muscheln, Würmern und anderen Weichtieren. Ein gesonderter Magen und *Appendices pyloricae* fehlen. Die Schleimhaut des ziemlich kurzen Darmes bildet ein einfaches oder doppeltes Netz von Falten, die stellenweise in der Längsrichtung des Darmes verlaufen.

Bei den *Blenniidae* ist ebenfalls der Magen nicht oder nur durch etwas größere Weite und stärkere Muskulatur vom ziemlich kurzen Darm gesondert. *Appendices pyloricae* fehlen oder sind nur in geringer Zahl vorhanden. Das Relief der Darminnenfläche bilden gerade oder wellig oder im Zickzack verlaufende Längsfalten, die auch vielfach, meist am Beginn des Dünndarms oder im Enddarm zu einem Netzwerk untereinander verbunden sein sollen. Für *Blennius pholis* und *Anarhichas lupus* wird angegeben, daß die groben Falten am Rande ausgefranst sind. Bei *Bl. lepidus*

sind sie am Anfang stark gekräuselt. Das vorwiegende Nahrungsmittel der Blenniidae sind offenbar Muscheln, verschiedene Weichtiere, Würmer und Laich. *Anarhichas* und *Zoarces viviparus* erbeuten auch Fische, der Seewolf vor allem auch Krustentiere.

Zickzackförmige Schleimhautfalten durchziehen den Darm der fleischfressenden Atherinidae.

Ganz eigenartige Verhältnisse liegen bei den Mugilidae vor. Die Darminnenfläche zeigt nirgends Falten, sondern überall feine, zottenartige Erhebungen. Diese sind lang am Beginn des Darmes, ganz besonders von *Mugil cephalus*, und werden dann immer niedriger, bis sie im Rectum als kurze, plumpe, kleine Dornen sich darstellen. Der sehr muskelkräftige Magen trägt einen Blindsack und zeichnet sich durch eine mit außerordentlich dicker Muskelwand versehene Pars pylorica aus. Der sehr lange Darm ist mit Appendices pyloricae versehen. Als Nahrung dienen meist in Verwesung begriffene tierische und pflanzliche Stoffe, die mit Schlamm und Sand vermischt aufgenommen werden.

Ein Netz von Schleimhautfalten mit vorwiegender Querrichtung besitzt der nicht lange Darm einer Species der gefräßigen fleischfressenden Gasterosteidae, die vorwiegend vom Laich und der Brut anderer Fische leben, aber auch Blutegel und Schmetterlinge angreifen sollen. Der Magen ist länglich-eiförmig; Appendices pyloricae sind vorhanden.

Bei einem Vertreter der Centriscidae wurden breite, im Zickzack angeordnete Schleimhautpapillen beschrieben; sie sind besonders ansehnlich am Beginn des langen Darmes und nehmen gegen den After zu ab. Der Magen ist rudimentär. Als Nahrung dienen Muscheln und andere Weichtiere, vielleicht auch Fischlaich.

Die Mehrzahl der Labriden sind Fleischfresser. Sie leben vorwiegend von Krebsen und Muscheln, deren harte Schalen sich in Trümmern im Darm vorfinden, auch gelegentlich von Korallen, Würmern und Fischen. Der Magen ist nicht scharf vom Darm gesondert, Appendices pyloricae fehlen. Die Länge des Darmes wechselt, ist aber nirgends beträchtlich, abgesehen vielleicht von dem pflanzenfressenden *Scarus*, dessen Darm zellenartige Erweiterungen zeigen soll. Bei den meisten Labriden bildet die Schleimhaut ein einfaches oder häufiger ein mehr oder weniger vollständiges doppeltes Faltennetz. Die Hauptfalten sind meist krausenartig gefaltet, am Rande mit Einschnitten versehen. Die dadurch entstehenden Papillen scheinen bei Crenilabren besonders ansehnlich zu sein. Sie sind ansehnlich am Beginn des Darmes, besonders bei dem mit

einem kurzen Darm versehenen *Labr. festivus*, und nehmen gegen den After zu ab. Stellenweise verlaufen sie in der Längsrichtung. Einen sehr unregelmäßigen wellenförmigen Verlauf haben die Falten bei *Labr. viridis*. Reine Längsfalten sind bei *Novacula*, Zickzackfalten bei *Coricus* beschrieben worden. Auch im hinteren Dünndarmabschnitt der *Crenilabren* ist das Faltennetz durch Zickzackfalten ersetzt.

Die *Pomacentridae* leben von kleinen Meerestieren, besonders den Zoophyten der Korallenbänke. Die Innenfläche ihres kurzen Darmes soll kegelförmige borstenartige Papillen tragen. *Appendices pyloricae* sind vorhanden.

Unter den *Chromidae* kommt dem pflanzenfressenden *Chromis niloticus* ein Magen mit weitem Blindsack und ein langer Darm mit *Appendices pyloricae* zu. Die Schleimhaut soll schwache Längsfalten oder ein Faltennetz bilden.

Längsfalten finden sich auch bei den *Cyclopteridae*. Sie sind mehr oder weniger geschlängelt, bei *Lepadogaster* auch durch Seitenäste verbunden. Der Magen hat einen Blindsack; der mit *Appendices pyloricae* versehene Darm ist mäßig lang und eng. Zur Nahrung dienen Kruster und Fische, bei *Cyclopt. lumpus* auch Fischlaich, Mollusken und Quallen.

Sehr verschiedenartig sind die Befunde bei den *Gadidae*. Die Darminnenfläche soll glatt oder fast glatt sein bei *Gadus morrhua*, *Merlangus merlangus* und *Merl. pollachius*. Der Magen dieser Formen trägt einen meist kurzen Blindsack, der Darm ist mäßig lang und mit *Appendices pyloricae* ausgestattet. Zur Nahrung dienen Kruster, Würmer, Mollusken und Fische. Einen langen Blindsack bildet der Magen von *Merlucius merlucius*, der Darm ist ziemlich kurz und trägt Längsfalten. Diese sind am Beginn des Darmes sehr hoch, eventuell auch am freien Rand gefranst und bilden ein Netz, dessen weite Maschen ein feineres Netz enthalten. Im weiteren Verlauf finden sich nur Zickzackfalten in der Längsrichtung und endlich im Rectum wieder ein Doppelnetz. *Merlucius* nährt sich vorwiegend von Fischen. Ein sehr engmaschiges, gleichmäßiges, flaches Netz bilden die Schleimhautfalten bei *Lota*, *Motella* und *Phycis* im Dünndarm, im Dickdarm dagegen Längsfalten. Diese Fische besitzen einen Magen mit geringem Blindsack, einen ziemlich langen Darm und nähren sich wie die anderen Gadiden von Krebsen, Fischlaich, Würmern und kleinen Fischen.

Auch die *Pleuronectiden* sind Fleischfresser. Ihre Beute werden Krebse, Muscheln, Würmer und Fische. Die Schleimhaut



bildet meist zickzackförmig oder gerade verlaufende Längsfalten, die am Beginn des Darmes stärker ausgebildet, auch krausenförmig gefaltet oder am freien Rand ausgefranst sind. Sie sind am Anfang des Darmes auch netzförmig verbunden. Bei *Limanda* soll der hintere Abschnitt des Darmes eine glatte Innenfläche besitzen. Bei *Platessa platessa* und *Rhombus maximus* wurden auch zahlreiche, dicht gedrängte gefranste Plättchen im Dünndarm beschrieben. Im Rectum von *Rhombus* sollen die Schleimhautfalten lange zottenartige Auswüchse tragen. Form des Magens und Zahl der Appendices scheinen sehr zu wechseln. Der Darm ist mittellang bis lang.

Die Cyprinoiden kann man wohl als omnivor bezeichnen. Sie ernähren sich von lebenden und abgestorbenen tierischen und pflanzlichen Stoffen (Würmer, Insekten und deren Larven, Krebse, Fische und deren Brut, auch Frösche und Mäuse, sowie frische und vermoderte Pflanzen und Schlamm). Einzelne Formen (*Aspius*, *Barbus*, *Squalius*, *Idus*) scheinen aber tierische, andere dagegen (*Blicca*, *Abramis*) pflanzliche Nahrung zu bevorzugen. Der sehr einfach gebaute Darm entbehrt eines gesonderten Magens und der Appendices pyloricae. Er ist von mäßiger Länge. Soweit die vorliegenden Angaben einen klaren Entscheid gestatten, ist mit Ausnahme von *Alburnus* und *Gobio* die Oberflächenvergrößerung der Darmschleimhaut eine sehr beträchtliche. Fast überall finden sich sehr hohe Falten, die dicht aneinander liegen und entweder ganz unregelmäßig oder in Zickzacklinien, bald mehr quer, bald deutlich in der Längsrichtung verlaufen. Meist stehen anscheinend diese hohen Falten durch kleinere Fältchen untereinander in Verbindung und bilden so eine Art Netz. Gelegentlich (*Scardinius*, *Abramis*) ist der freie Rand der Falten auch gezähnt und krausenartig gefaltet. Ganz schwache Faltungen werden für *Gobio* und *Alburnus* angegeben. Völlig eigenartig und isoliert steht das gleichmäßige, durch sehr tiefe und enge Maschen ausgezeichnete Faltennetz von *Cyprinus carpio* unter den Cypriniden da. Am nächsten daran anzuschließen ist das Netz von *Tinca tinca*.

Unter den Cobitiden, deren Nahrungsmittel mit denen der Cypriniden übereinstimmen, ist der Darm kurz und an seiner Innenfläche mit einem Netz von Falten versehen, das anfangs stark ist, nach hinten schwach wird, oder auch verschwindet.

Der lange oder ziemlich lange Darm der außerordentlich gefräßigen und alles Tierische angreifenden Characiniden soll an seiner Innenfläche ganz oder fast ganz glatt sein. Appendices

pyloricae sind vorhanden. Der Magen von *Serrasalmo* ist schlingenförmig wie beim Lachs, der von *Myletes* dagegen mit einem großen Blindsack versehen.

Die Befunde bei *Cyprinodontidae* erscheinen noch nicht genügend geklärt.

Im Darm der *Siluridae* treten offenbar Längsfalten ganz besonders in den Vordergrund. Diese sind am Beginn des Darmes sehr hoch, am Rande gekräuselt und gefranst, geben auch Seitenäste ab. Nach hinten zu werden sie immer einfacher. Zwischen den Hauptlängsfalten findet sich vielfach noch ein feines Netz. Nur der Darm von *Clarias anguillaris* soll eine fast glatte Innenfläche haben. Der Magen hat einen Blindsack, Appendices pyloricae fehlen, der Darm ist von mäßiger Länge oder sogar lang. Als Nahrung dienen Fische, Krebse, Frösche, auch Vögel und Aas.

Die *Clupeidae* haben einen Magen mit Blindsack und einen ziemlich kurzen, mit Appendices pyloricae versehenen Darm. Ihre Nahrung bilden vorwiegend kleine Krebse, Mollusken und außerdem Fische und deren Brut. Die Innenfläche des Darmes zeigt am Beginn dichtstehende, zarte, wenig verästelte, gerade Längsfalten resp. ist glatt (*Clupea harengus*). In der zweiten Hälfte des Darmkanals finden sich zahlreiche Querfalten.

Eine sehr starke Oberflächenvergrößerung zeigt der kurze Darm der *Esocidae*. Anscheinend handelt es sich um sehr hohe, netzförmig untereinander verbundene Schleimhautfalten, die dicht aneinander liegen, meist keine bestimmte Richtung erkennen lassen und am Beginn des Darmes durch tiefe Einschnitte in zottenähnliche Fortsätze gespalten sind. Diese sind auch krausenartig in sich gefaltet. Der Magen ist einfach, ohne Blindsack. Appendices pyloricae fehlen. Zur Nahrung dienen hauptsächlich Fische, aber auch Amphibien und sogar Vögel und Säuger.

Der Darm der fleischfressenden *Scombresocidae* ist kurz. Der Magen ist nicht gesondert vom Darm, und Pylorusanhänge fehlen. Das Schleimhautrelief soll nach einigen Angaben aus dicht gedrängten, wellig oder im Zickzack verlaufenden Längsfalten bestehen, die am Beginn des Darmes sehr hoch und am Rande mit Zotten besetzt sind. Bei *Exocoetus volitans* wurde am Beginn des Darmes ein Faltennetz mit Zotten beobachtet, während nach hinten zu die Innenfläche glatt war. Ich fand bei *Belone* ein sehr engmaschiges Netz, von hohen Falten gebildet, die tiefe Grübchen umschließen und am Rande zottenartige Anhänge tragen. Die Nahrung besteht aus kleinen Fischen, Krustern und Weichtieren.

Die Innenfläche des Darmes von 5 Species der *Mormyridae* wurde glatt gefunden. Leider fehlen über diese anscheinend interessante Gruppe nähere Angaben.

Bei *Gonostoma denudatum* als einzigem Vertreter der *Scopelidae* sollen Schleimhautfalten ein besonders reichlich ausgebildetes engmaschiges Netz darstellen.

Der Magen der *Salmoniden* ist schlingenförmig, ohne Blindsack, der Darm kurz, *Appendices pyloricae* sind in großer Zahl vorhanden. Die Darmschleimhaut zeigt ein verschiedenes Relief in einem vorderen und hinteren Darmabschnitt. Am Beginn finden sich dichtstehende, ziemlich niedrige Falten, die entweder unregelmäßig oder schräg oder longitudinal verlaufen (*Trutta salar*) oder in der Mehrzahl der Fälle eine quere Anordnung besitzen. Verschiedentlich wurde beobachtet, daß diese Falten ein weitmaschiges Netzwerk bilden, in dessen Zwischenräumen auch noch ein zweites feineres Netzwerk besteht. Der freie Rand der Hauptfalten trägt öfters zottenartige Anhänge (*Trutta*, *Epitomynis*). Der zweite hintere Darmabschnitt ist stets ausgezeichnet durch eine größere Zahl anscheinlicher, mehr oder weniger ringförmiger Querfalten, über welche sich jedenfalls in manchen Fällen (*Trutta fario*, *Thymallus*, *Coregonus*, *Epitomynis*) auch noch ein feines Doppelnetz ausbreitet. Zur Nahrung der fleischfressenden *Salmoniden* dienen Würmer, Insekten, Kruster, Mollusken, auch Fischbrut, Fische und selbst Amphibien.

*Ammodytes tobianus* als Vertreter der *Ammodytidae* zeigt einen Magen mit Blindsack und einen kurzen Darm, in welchen eine *Appendix pylorica* mündet. Die Darmschleimhaut soll nach widersprechenden Angaben lange Zotten oder mit Zotten versehene Falten tragen. Die Beute des Sandaals sind Würmer, Krebse und Fischbrut.

Unter den *Ophidiidae* fand ich bei *Ophidium barbatum* ein schwaches Faltennetz mit Vorwiegen der Querfalten und Andeutungen eines Doppelnetzes. Der Magen hat einen Blindsack; der Darm ist ziemlich lang und entbehrt der Pfortneranhänge. Als Nahrung dienen Krebse und kleine Fische.

Die *Gymnotidae* leben von allerhand Tieren, Krabben, Insekten, Fischen, Amphibien etc. Ihr Magen bildet einen Blindsack, der Darm ist mäßig lang, *Appendices pyloricae* sind vorhanden. Das Relief besteht anscheinend aus einem sehr schwachen, am Beginn kräftigeren Faltennetz.



Bei *Symbranchidae* soll nur am Beginn des kurzen Darmes ein schwaches Faltennetz vorhanden, weiterhin die Innenfläche glatt sein.

Die verschiedenen untersuchten Vertreter der *Muraenidae* zeigen große Uebereinstimmung. Sie besitzen einen Magen mit langem Blindsack und einen kurzen Darm ohne *Appendices pyloricae*. Die Oberflächenvergrößerung der Schleimhaut ist sehr beträchtlich. Wir finden überall ein doppeltes Faltennetz. Die Hauptfalten sind am Beginn des Darmes sehr hoch und verlaufen mehr oder weniger gestreckt, in welligen oder Zickzacklinien longitudinal. Nach hinten zu werden die Faltungen schwächer. Bei *Muraena helena* fanden sich im hinteren Dünndarmabschnitt nur noch Längsfalten. Die Muränen sind alle Fleischfresser. Sie nähren sich vorwiegend von Krebsen, Mollusken und Fischen.

Bei dem einzigen Vertreter der *Ophisuridae* wurde ein doppeltes Faltennetz ähnlich dem von *Anguilla* beobachtet.

Die Befunde bei den *Sklerodermidae* sind nicht ganz klar gestellt und ziemlich abweichend. *Balistes* nährt sich von Korallen und Muschelfleisch, vielleicht auch von Tangen. Seine Darminnenfläche ist von Falten bedeckt, die am Rande gekräuselt und vielfach ausgeschnitten oder, nach anderer Darstellung, glatt sind. In beschränkter Ausdehnung sollen auch Zotten vorkommen. *Monacanthus* scheint sich in gleicher Weise zu ernähren, seine Darm-schleimhaut bildet Längsfalten. *Ostracion* lebt von Krebsen und Weichtieren und trägt auf der Darminnenfläche kleine wellige Falten.

Auch unter den *Gymnodontidae* sind die Befunde keineswegs einheitlich. Die *Tetrodon*-Arten nähren sich von Korallen und hartschaligen Krebsen und Mollusken. Ihr Darm ist kurz und trägt bei *Tetr. hispidus* ziemlich starke Längsfalten, bei *Tetr. testudinarius* in Längsreihen angeordnete Zotten. Grobe und verästelte komplizierte Zottenbildungen, am Ende des Darmes mit einem Faltennetz kombiniert, wurden in dem relativ langen Darm von *Orthogoriscus mola* beobachtet. Dieser Fisch scheint sich von kleinen pelagischen Krustentieren oder Meerpflanzen zu ernähren.

Unter den *Lophobranchiern* fand sich ein einfacher, kurzer Darmkanal, an welchem ein gesonderter Magen und *Appendices pyloricae* fehlen. Die Schleimhaut bildet schwache, wellige, verästelte Längsfalten. Zur Nahrung dienen junge Krebse, Weichtierchen und Würmer.

Diese Zusammenstellung zeigt, daß bei Knochenfischen in sehr verschiedenem Umfang eine Vergrößerung der Darminnenfläche

durch Erhebung der Schleimhaut in Form von Falten oder Zotten zu stande kommt. Bei einer ganzen Reihe von Arten ist die Darminnenfläche als glatt oder fast ganz glatt beschrieben worden. Unter den von mir untersuchten Fischen befand sich kein Beispiel für dies Verhalten der Darmschleimhaut. Es findet sich offenbar unter den verschiedensten Verhältnissen. Eine glatte Darminnenfläche wurde beobachtet bei *Pagrus spinifer*, *Lethrinus bungus*, *Holocentrum*, *Echeneis remora*, *Cottus gobio*, *Gadus morrhua*, *Merlangus merlangus* und *pollachius*, den Characinidae und Mormyridae, also Vertretern der verschiedensten Familien und Ordnungen. Alle stimmen insofern überein, als sie Fleischfresser sind, aber in sehr verschiedener Weise. Die einen (*Pagrus*, *Echeneis*) leben von hartschaligen Krustern und Weichtieren, die anderen (*Gadidae*, *Characinidae*) sind sehr gefräßige Raubfische, die auch Fische erbeuten. Die meisten haben einen Darm von mäßiger Länge; die glatte Beschaffenheit der Innenfläche findet sich aber ebensowohl bei kurzem (*Echeneis remora*, *Cottus gobio*) wie bei langem (*Characinidae*) Darm.

Ganz außerordentlich verbreitet sind Erhebungen der Schleimhaut in Form von Falten. Diese können isoliert verlaufen oder untereinander zu einem Netzwerk verbunden sein. Selten sind sie durch die ganze Länge des Darmes gleichmäßig entfaltet, sondern gewöhnlich am Beginn stärker, werden dann nach hinten schwächer oder verschwinden auch ganz (*Limanda limanda*, *Exocoetus volitans*, *Symbranchus*) und treten häufig im Rectum wieder verstärkt hervor. Bei den Falten tritt gewöhnlich die longitudinale als die Hauptrichtung hervor, in wenigen Fällen auch die transversale. Nur selten ist der Verlauf ein gerader, meist in welligen oder Zickzacklinien. An meinem Material fand ich niemals im ganzen Darm isoliert verlaufende Längsfalten, sondern ich fand solche nur im weiteren Verlauf des Dünndarms als Fortsetzung eines Netzes von Falten, dessen Queranastomosen verschwinden (*Merluccius merl.*). Doch sind solche reinen Längs- resp. Zickzackfalten verschiedentlich beschrieben worden (*Squamipinnes*, *Synanceia verrucosa*, *Pegasidae*, *Gobiidae*, *Atherinidae*, *Labridae*, *Chromidae*, *Pleuronectidae*, *Siluridae*, *Scombresocidae*, *Tetrodon*, *Lophobranchii*). Darunter finden sich Formen mit kurzem (*Lophobranchii*) wie mit langem (*Chromidae*) Darm; neben zahlreichen Fleischfressern, die sich teils von kleinen weichen Seetieren (*Squamipinnes*), teils von Krustern und Fischen (*Cyclopteridae*, *Pleuronectidae*, *Siluridae*) ernähren, auch Pflanzenfresser (*Labridae*,

Chromidae). Solche isoliert verlaufenden Falten sind wohl meist, wenn nicht immer, von geringer Höhe. Sind die Falten stärker ausgeprägt, wie das meist am Beginn des Darmes der Fall ist, so besitzen sie kleinere Seitenäste und diese können untereinander in Verbindung treten, so daß ein Netzwerk entsteht mit ziemlich weiten, rautenförmigen oder rundlich-polygonalen und unregelmäßigen Maschen. Ein solches Netzwerk kann am Beginn des Darmes bestehen, während im weiteren Verlauf die Anastomosen verschwinden und nur die isolierten Hauptfalten übrig bleiben (Squamipinnes, Crenilabren, Gobiidae, Blenniidae). Außerordentlich verbreitet ist ein Netz von Falten durch den ganzen Darm hindurch. Es findet sich in sehr verschiedener Ausbildung, die einerseits die Höhe der Falten, andererseits die Weite der Maschenräume betrifft. Ein niedriges Faltennetz mit relativ weiten Maschen zeigt der ziemlich kurze Darm von *Serranus* und *Scomber*, sowie der mittellange Darm der *Batrachidae*, *Lophiidae*, mancher *Cottidae* und der *Ophidiidae*. Bei letzteren tritt eine quere Anordnung der Falten hervor, während sonst die Längsrichtung überwiegt, soweit überhaupt eine bestimmte Richtung zu erkennen ist. Alle diese Formen sind Fleischfresser, die sich von Würmern und Insekten, Fischen, Krebsen und Weichtieren aller Art ernähren. Ein recht enges und feines, ziemlich gleichmäßiges Netz kommt ebenfalls unter sehr verschiedenen Verhältnissen vor. Es fand sich bei *Mullidae* und *Pagellus centrodontus*, die vorwiegend von Weichtieren und Krebsen leben, sowie bei einer Gruppe von Gadiden (*Lota*, *Motella*, *Phycis*), die neben kleineren Wassertieren auch Fische erbeuten. Auch bei den *Scopelidae* soll es sehr reichlich entwickelt sein. Sehr häufig beobachteten wir die Kombination eines starken mit einem schwachen zu einem Doppelnetz, das sich durch den ganzen Darm hindurch erstrecken kann, oder auch auf den Anfang nur sich beschränkt und dann in ein einfaches engeres oder weiteres Netz sich fortsetzt. In besonders reichlicher Ausbildung findet sich dies Doppelnetz im kurzen Darm der *Muräniden*, deren Nahrung aus Krebsen, Mollusken und Fischen besteht, in ähnlicher Weise im kurzen Darm von *Zeus*, der von Tintenfischen und Fischen lebt. Es zeichnet in etwas anderer Form auch den mittellangen Darm von *Chrysophrys aurata*, wie den langen Darm von *Box* aus. Letztere Gattung gilt allgemein als Pflanzenfresser, während erstere Form hauptsächlich Muscheln erbeutet, deren Schalen jedoch nicht mitverschluckt werden. Ferner findet es sich



bei manchen fleischfressenden Labriden und Perciden. Schwächer ist das Doppelnetz ausgebildet bei den Trachiniden und manchen Cottiden. Deren Darm ist von mittlerer Länge. Sie nähren sich von Krustern, Fischen und Weichtieren.

Häufig kommt an den stark hervortretenden Schleimhautfalten noch eine weitere Vergrößerung der Oberfläche dadurch zu stande, daß die Falten in sich krausenförmig gefaltet oder auch an ihrem freien Rande nicht glatt, sondern mit Einschnitten versehen und dadurch gezähnt oder mit zottenartigen Anhängen versehen sind. Beispiele für solches Verhalten zeigt uns der sehr verschieden lange Darm bei *Chrysophrys*, *Lucioperca*, *Box*, *Merlucius* und einzelnen Vertretern der *Gobiidae*, *Blenniidae*, *Labridae*, *Pleuronectidae*, *Siluridae*, *Esocidae*, *Scombresocidae*. Es finden sich darunter neben Fleischfressern mit den mannigfaltigsten Ansprüchen auch Pflanzenfresser. Besondere Erwähnung verdient das Schleimhautrelief von *Belone*, das aus einem sehr engen Netz mit tiefen, bienenwabengleichen Maschenräumen mit zottenähnlichen Anhängen am Rand der Netzfalten besteht. Die Nahrung besteht vorwiegend aus Fischen. Ein ähnliches Verhalten, das durch die eigenartige Form der Kiefer eine gewisse Ergänzung findet, ist mir nicht bekannt geworden.

Diese Befunde leiten hinüber zu denjenigen Formen, bei welchen zottenartige Bildungen direkt von der im übrigen glatten Darmschleimhaut entspringen. Ein derartiges Verhalten ist mehrfach beschrieben worden und zwar bei Vertretern der verschiedensten Familien. Als solche sind aufzuführen die *Sarginae*, *Pristipoma*, *Echeneis naucrates*, *Synanceia horrida*, *Teuthidae*, *Mugilidae*, *Centriscidae*, *Pomacentridae*, *Ammodytidae*, *Balistes*, *Tetrodon testudinarius* und *Orthagoriscus mola*. Bald ist von Papillen, bald von kegelförmigen Zotten oder nur einfach von Zotten die Rede. Ich selbst untersuchte nur die *Mugilidae* und fand hier teilweise lange, teilweise kürzere fadenförmige Anhänge und gegen das Ende des Darmes kurze, plumpe Papillen. Der Darmkanal ist bald kurz (*Pomacentridae*, *Ammodytidae*), bald lang (*Echeneis*, *Teuthidae*, *Mugilidae*, *Centriscidae*). Die Nahrung der mit Zotten versehenen Knochenfische ist außerordentlich verschieden. Pflanzenfresser sind die *Teuthidae*, von hartschaligen Weichtieren und Krustern leben die *Sarginae*, von kleinen Meerestieren und Zoophyten die *Pomacentridae*, andere von Würmern, Mollusken, Krustern, Fischen und deren Brut und Tangen. Bei *Orthagoriscus mola*, der von kleinen pelagischen Tieren und Pflanzen lebt, sollen die groben Zotten

verästelt sein. Ganz eigenartige Verhältnisse liegen wohl bei den Mugilidae vor, wie aus der besonderen Gestaltung ihres Mundes und Schlundes, sowie des Magens hervorgeht. Sie nähren sich von verwesenden tierischen und pflanzlichen Stoffen, die sie vermischt mit Schlamm und Sand in sich aufnehmen. In dieser Ernährungsweise zeigen sie eine gewisse Annäherung an die Cypriniden.

Anschließend an diese kurze Uebersicht der Haupttypen verdienen noch einige Befunde eine gesonderte Besprechung. Durch eine besonders reiche und eigenartige Faltenbildung zeichnen sich die Cypriniden aus. Die Falten sind hier, wenigstens am Anfang des Darmes, sehr hoch und liegen sehr dicht beieinander. Die Ernährung der Cypriniden ist eine so vielseitige, omnivore, wie wohl in keiner anderen Gruppe der Teleostier. In der Anordnung der Schleimhautfalten zeigen die einzelnen Gattungen mannigfache Unterschiede. Sie bilden ein gleichmäßiges, anfangs sehr tiefe, enge Grübchen einschließendes Netz bei *Cyprinus carpio*. Am nächsten schließt sich daran noch der Befund bei *Tinca tinca* an. Diese beiden Formen nähren sich von Würmern, Insektenlarven, vermoderten Tieren und Pflanzen und nehmen auch Schlamm auf. Deutlich davon unterschieden sind die hohen, dicht aneinander liegenden und gelegentlich durch kleine Anastomosen verbundenen Falten zahlreicher anderer Cypriniden. Sie verlaufen teils unregelmäßig, teils quer, teils längs. Es läßt sich aber kein durchgreifender Unterschied nachweisen zwischen denjenigen Formen, welche wie *Aspius*, *Barbus*, *Squalius* und *Idus* vorwiegend von tierischen und wie *Blicca*, *Abramis* und *Chondrostoma* vorwiegend von pflanzlichen Stoffen sich ernähren. Geringe Faltungen bestehen nur bei *Gobio* und *Alburnus*, die von Würmern, Fischbrut, faulendem Fleisch und Pflanzen, resp. von Insekten leben. Bei allen fehlt ein vom Darm scharf gesonderter Magen, eine Eigentümlichkeit, die sie mit mancherlei anderen Fischen teilen.

Eine andere Eigentümlichkeit zeichnet die Clupeiden und Salmoniden in gleicher Weise aus. Es sind das zahlreiche, dichtstehende, mehr oder weniger ringförmige Querfalten im hinteren Teil des Darmes. Diese sind bei manchen Salmoniden kombiniert mit einem doppelten Faltennetz. Der erste Darmabschnitt zeigt bei den Clupeiden dichtstehende zarte Längsfalten, bei den Salmoniden ebenfalls dichtstehende, nicht hohe Falten, die meist quer verlaufen, eventuell mit einem Doppelnetz kombiniert und am

Rand mit Zotten besetzt sind. Bei beiden Familien ist die Länge des Darmes gering, die Ernährung aber ziemlich verschieden. Die Clupeiden leben von kleinen Krebsen und Fischen, sowie deren Brut, die Salmoniden von Würmern, Insekten, Krustern, Mollusken, Fischbrut, Fischen und auch Amphibien.

Die vorstehenden Ausführungen haben gezeigt, daß dasselbe Relief der Darmschleimhaut bei verschiedener Länge des Darmkanals und sehr verschiedener Ernährungsweise vorkommen kann. Nicht viel erfolgreicher ist ein Versuch, von der Ernährungsweise ausgehend das Darmrelief festzustellen. Die große Mehrzahl der Knochenfische sind Fleischfresser. Daß die omnivoren Cypriniden in gewisser Weise durch die Anordnung der Schleimhautfalten sich auszeichnen, haben wir bereits gesehen. Stellen wir nur diejenigen Formen zusammen, die als reine Pflanzenfresser gelten, so erfahren wir folgendes: *Box* hat ein doppeltes Netz von Schleimhautfalten ähnlich den Percidae. Die Hauptfalten verlaufen longitudinal; sie sind am Anfang sehr hoch, krausenartig gefaltet und mit papillenartigen Fortsätzen am freien Rand versehen. Der Darm ist lang. Der ebenfalls lange Darm der Teuthidae wird als leicht gezottet bezeichnet. Bei den Chromidae soll der lange Darm schwache Längsfalten oder ein Netz von Falten tragen. Die Befunde sind also nur insofern einheitlich, als wir bei allen herbivoren Fischen einen langen Darmkanal konstatieren können. Das Darmrelief dagegen zeigt sehr abweichende Befunde, die übrigens auch in gleicher Weise bei carnivoren Knochenfischen vorkommen.

Auf Grund dieser Erfahrungen müssen wir die in der Einleitung aufgestellte Frage, ob sich Beziehungen zwischen dem Dünndarmrelief und der Ernährungsweise bei Knochenfischen feststellen lassen, vorerst verneinen. Gewiß werden solche Beziehungen bestehen. Zu deren Erkenntnis bedarf es aber noch weiter ausgedehnter Untersuchungen, die die gesamten überaus mannigfaltigen Verhältnisse des Darmkanals und die noch sehr unvollkommen bekannten Vorgänge bei der Verarbeitung der Nahrung durch die Verdauungsorgane der Knochenfische berücksichtigen. Dringend wünschenswerte Vorarbeiten dazu sind eine Revision und Klärung zahlreicher widersprechender und unklarer Angaben, die möglichst mit Abbildungen zu belegen sind, und eine Prüfung, wie weit das bisher beobachtete und beschriebene Darmrelief bei jeder Art konstant oder vom Alter, Jahreszeit und Funktionszustand abhängig ist.



## Uebersicht der hier besprochenen Teleostier-Arten.

Die mit einem \* versehenen Arten wurden von mir untersucht.  
Das Darmrelief der mit \*\* versehenen Arten war in der mir zugänglichen Literatur bisher nicht beschrieben.

			Seite
<b>A. Chorignathi.</b>		Vc. Sparidae, Cantharinae.	
<b>a) Acanthopterygii.</b>		**24 Box salpa	428
		**25 Box boops	429
	Seite		
<b>I. Percidae.</b>		VI. Berycidae.	
*1 Perca fluviatilis	420	26 Holocentrus (Holocentrum?) sogo	431
2 Lucioperca (Perca) lucio-perca	421		
3 Aspro apron	422	VII. Sciaenidae.	
4 Acerina (Perca) cernua	422	27 Pristipoma	431
*5 Labrax (Dicentrarchus) lupus	422	28 Lobotes	431
6 Serranus scriba	423	29 Umbrina cirrhosa	431
7 Serranus hepatus	423	30 Sciaena	431
**8 Serranus cabrilla	423	31 Corvina nigra	432
		VIII. Scombridae.	
<b>II. Maenidae.</b>		*32 Scomber scomber	432
9 Smaris vulgaris	424	*33 Zeus faber	433
		34 Brama Rayi	434
<b>III. Squamipinnes.</b>		35 Stromateus fiatola	435
10 Pomacanthus	424	36 Xiphias gladius	435
11 Chaetodon ciliaris	425	37 Echeineis naucrates	435
12 Chaetodon arcuatus	425	38 Echeineis remora	436
13 Chaetodon triostegus	425		
14 Chaetodon ephippium	425	IX. Trachinidae.	
		*39 Uranoscopus scaber	436
<b>IV. Mullidae.</b>		*40 Trachinus draco	438
15 Mullus surmuletus	425		
*16 Mullus barbatus	425	X. Batrachidae.	
		41 Batrachus tau	439
<b>Va. Sparidae, Sarginae.</b>		42 Batrachus grunniens	439
17 Sargus annularis	426		
18 Charax puntazzo	426	XI. Lophiidae.	
		43 Lophius piscatorius	440
<b>Vb. Sparidae, Pagrinae.</b>		**44 Lophius budegassa	440
19 Pagellus bogaraveo	427	45 Malthe	441
20 Pagellus centrodontus	427	46 Chironectes	441
21 Pagellus (Sparus) spinifer	427		
22 Lethrinus bungus	427	XII. Cottidae.	
**23 Chrysophrys aurata	427	*47 Peristedion cataphractum	441
		*48 Trigla lyra	442

	Seite		Seite
**49 <i>Trigla lineata</i>	444	XXI. <i>Centriscidae</i> .	
**50 <i>Trigla spec.</i>	444	78 <i>Centriscus scolopax</i>	456
51 <i>Trigla gurnardus</i>	445		
*52 <i>Scorpaena porcus</i>	445	XXII. <i>Labridae</i> .	
*53 <i>Scorpaena serofa</i>	446	79 <i>Scarus</i>	456
**54 <i>Sebastes dactyloptera</i>	447	*80 <i>Labrus turdus</i>	457
55 <i>Cottus gobio</i>	448	*81 <i>Labrus viridis</i>	458
56 <i>Cottus scorpius</i>	448	82 <i>Labrus bergylta</i>	459
57 <i>Cottus niloticus</i>	448	**83 <i>Labrus merula</i>	459
58 <i>Synanceia (Scorpaena)</i>		**84 <i>Labrus festivus</i>	460
<i>horrida</i>	449	85 <i>Crenilabrus fuscus</i>	460
59 <i>Synanceia verrucosa</i>	449	86 <i>Crenilabrus perspicilatus</i>	461
XIII. <i>Pegasidae</i> .		87 <i>Coriscus rostratus</i>	461
60 <i>Pegasus</i>	449	88 <i>Coris (Labrus) julis</i>	461
		89 <i>Novacula</i>	461
XIV. <i>Teuthidae</i> .			
61 <i>Teuthis hepatus</i>	449	XXIII. <i>Pomacentridae</i> .	
		90 <i>Pomacentrus castaneus</i>	461
XV. <i>Gobiidae</i> .			
62 <i>Gobius niger</i>	449	XXIV. <i>Chromidae</i> .	
63 <i>Gobius ophiocephalus</i>	450	91 <i>Chromis niloticus</i>	462
64 <i>Gobius melanostomus</i>	450		
65 <i>Gobius batrachocephalus</i>	450		
		b) <i>Malacopterygii</i> .	
XVI. <i>Callionymidae</i> .		I. <i>Cyclopteridae</i> .	
66 <i>Callionymus lyra</i>	451	92 <i>Cyclopterus lumpus</i>	462
		94 <i>Lepadogaster biciliatus</i>	462
XVI. <i>Blenniidae</i> .			
67 <i>Blennius pholis</i>	451	II. <i>Gadidae</i> .	
68 <i>Blennius sanguinolentus</i>	451	94 <i>Gadus morrhua</i>	463
69 <i>Blennius lepidus</i>	451	95 <i>Merlangus merlangus</i>	463
70 <i>Clinus superciliosus</i>	452	96 <i>Merlangus (Gadus) pol-lachius</i>	463
71 <i>Zoarces (Blennius) viviparus</i>	452	*97 <i>Merlucius (Gadus) merlucius</i>	463
72 <i>Anarhichas lupus</i>	452	98 <i>Lota (Gadus) lota (vul-garis)</i>	465
XVIII. <i>Atherinidae</i> .		99 <i>Motella tricirrata (Gadus jubatus)</i>	466
73 <i>Atherina Boyeri</i>	453	**100 <i>Motella maculata</i>	466
		**101 <i>Phycis mediterraneus</i>	467
XIX. <i>Mugilidae</i> .			
*74 <i>Mugil cephalus</i>	453	III. <i>Pleuronectidae</i> .	
75 <i>Mugil capito</i>	454	102 <i>Limanda limanda</i>	468
**76 <i>Mugil auratus</i>	455	103 <i>Platessa platessa</i>	468
		104 <i>Flesus (Pleuronectes) flesus</i>	468
XX. <i>Gasterosteidae</i> .			
77 <i>Gasterosteus aculeatus</i>	456		

	Seite		Seite
105 Flesus (Pleuronectes) passer	468	135 Clarias (Heterobranchus) anguillaris	483
106 Solea solea	468	136 Clarias melanoderma	484
107 Pleuronectes nasutus	469	137 Bagrus (Silurus) bayad	484
108 Pleuronectes luscus	469	138 Bagrus spec.	484
109 Rhombus maximus (aculeatus)	469	139 Arius (Silurus) Herzbergii	484
		140 Callichthys spec.	484
IV. Cyprinidae.			
*110 Cyprinus carpio	470	IX. Clupeidae.	
111 Cyprinus chrysoprasius	472	141 Clupea harengus	484
112 Cyprinus niloticus	472	142 Alosa sardina (Clupea pilchardus)	485
113 Carassius carassius	472	143 Alosa vulgaris (Clupea alosa)	485
*114 Barbus barbus	473		
115 Gobio gobio	474	X. Esocidae.	
*116 Tinca tinca	474	*144 Esox lucius	486
117 Leuciscus rutilus	475		
118 Scardinius erythrophthalmus	476	XI. Scombresocidae.	
119 Idus idus	476	145 Exocoetus exiliens	488
*120 Squalius cephalus	476	146 Exocoetus volitans	488
121 Squalius leuciscus	477	*147 Belone acus	489
122 Chondrostoma nasus	478	148 Scombresox	490
123 Blicca björkna (Abramis blicca)	478		
124 Abramis brama	478	XII. Mormyridae.	
*125 Abramis vimba	479	149 Mormyrus herse	490
*126 Aspius aspius	480	150 Mormyrus labiatus	490
127 Alburnus alburnus	480	151 Mormyrus oxyrhynchus	491
		152 Mormyrus dorsalis	491
V. Cobitidae.		153 Mormyrus cyprinus	491
128 Misgurnus (Cobitis) fossilis	481		
129 Nemachilus barbatulus (Cobitis barbat.)	481	XIII. Scopelidae.	
		154 Gonostoma denudatum	491
VI. Characinidae.			
130 Serrasalmo (Salmo rhombus)	481	XIV. Salmonidae.	
131 Myletes	482	155 Trutta salar	492
		*156 Trutta fario	493
VII. Cyprinodontidae.		157 Salmo (Curimates) unimaculatus	494
132 Anableps tetraphthalmus	481	158 Salmo labrax	495
		159 Thymallus thymallus	495
VIII. Siluridae.		160 Coregonus (Salmo) lavaretus	495
133 Silurus glanis	482	**161 Epitomynis (Salmo) salvelinus	495
134 Silurus clarias	483		



XV. Ammodytidae.	Seite	<b>B. Plectognathi.</b>	
162 Ammodytes tobianus	496	I. Sklerodermidae.	Seite
XVI. Ophidiidae.		172 Balistes	503
*163 Ophidium barbatum	497	173 Monacanthus (Balistes penicilligerus)	504
XVII. Gymnotidae.		174 Ostracion	504
164 Gymnotus electricus	498	II. Gymnodontidae.	
165 Carapus brachyurus	498	175 Tetradon hispidus	504
XVIII. Symbranchidae.		176 Tetradon testudinarius	505
166 Symbranchus	498	177 Orthogoriscus (Tetr- odon) mola	505
XIX. Muraenidae.		<b>C. Lophobranchii.</b>	
*167 Anguilla anguilla	499	178 Syngnathus acus (pela- gicus, variegatus)	506
*168 Conger conger	500	179 Syngnathus argentosus (Siphonostoma argen- tatum?)	507
*169 Conger niger	501		
*170 Muraena helena	502		
XX. Ophisuridae.			
171 Ophisurus serpens	503		

### Literaturverzeichnis.

Die mit einem \* versehenen Werke waren leider dem Verf. nicht zugänglich.

- 1904 BÖHME, RICHARD, Ueber den Intestinaltractus von *Clarias melanoderma* BLEEKER. Philos. Inaug.-Diss. Bern. 40 pp., 3 Taf.
- 1892 BREHMS Tierleben, 3. Aufl., herausgeb. von PECHUEL-LÖSCHE, Fische.
- 1905 BUJARD, EUGÈNE, Villosités intestinales. C. R. Assoc. anat. 7. sess. Genève, p. 128—129.
- 1905 — Sur les villosités intestinales. Bibliogr. anat., T. XIV, p. 236—242, 10 Fig.
- 1906 — Sur les villosités intestinales. Quelques types chez les oiseaux. C. R. Assoc. anat. 8. sess. Bordeaux, p. 128—132, 4 Fig.
- 1889 CARUS, J. VICTOR, Prodrömus Faunae Mediterraneae, Vol. II.
- \*1787 CAVOLINI, Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi, p. 16, zit. nach MILNE-EDWARDS, 1860, p. 401.
- \*1792 — Abhandlung über die Erzeugung der Fische und Krebse. Aus dem Ital. (p. 14 im Darm von *Scorpaena porcus*, dem Drachenbars, keine Zotten. Zit. nach RUDOLPHI, 1802, p. 77.)
- 1810 CUVIER, GEORGES, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Uebers. von J. F. MECKEL, Teil III, Verdauungsorgane.
- 1835 — Leçons d'anatomie comparée. Rec. et publ. par. G. L. DUVERNOY, T. IV, P. II.
- \*1828—48 CUVIER et VALENCIENNES, Histoire naturelle des poissons.
- 1877 EDINGER, LUDWIG, Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes, nebst Bemerkungen zur Phylognese der Drüsen des Darmrohres. Arch. mikr. Anat., Bd. XIII, p. 651—692, 2 Taf.
- 1866 GRIMM, JOHN DAVID, Ein Beitrag zur Anatomie des Darmes. Med. Inaug.-Diss. Dorpat. 47 pp., 3 Taf.
- 1886 GÜNTHER, ALBERT C. L. G., Handbuch der Ichthyologie. Uebers. von GUSTAV v. HAYEK.
- 1898 GULLAND, LOVELL G., The minute structure of the digestive tract of the salmon and the changes which occur in it in fresh water. Anat. Anz., Bd. XIV, p. 441—455, 12 Fig.

- \*1797 HEDWIG, ROMANUS AD., Disquisitio ampullularum Lieberkühnianarum physico-microscopica, Sectio I, resp. GUIL. THEOPH. TILESIO, Lips. 4<sup>o</sup>.
- \*1803 — Bemerkungen über die Darmzotten in ISENFLAMMS und ROSENMÜLLERS Beiträgen für die Zergliederungskunst, Bd. II, H. 1, p. 51—62.
- \* HEWSON, Experim. inq., Vol. II, p. 176—177.
- \*1900 HILTON, WILLIAM A., Development and relations between the intestinal folds and villi of vertebrates. Science, N. S. Vol. XII, p. 304.
- 1814—28 HOME, EVERARD, Lectures on comparative anatomy.
- 1870 LANGER, C., Ueber Lymphgefäße des Darmes einiger Süßwasserfische. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. LXII, Abt. 1, p. 161—170, 1 Taf.
- 1883 LEUNIS, J., Synopsis der Tierkunde, 3. Aufl., von HUBERT LUDWIG, Bd. I.
- \*1884 MACALLUM, A. B., Alimentary canal, liver, pancreas and air bladder of *Amiurus catus*. Proceed. Canad. Inst. Toronto, N. S. Vol. II, p. 387—417, 1 Taf.
- \*1822 MECKEL, ALBERT, Observationes circa superficiem animalium internam, Bern.
- 1829 MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Teil IV.
- 1860 MILNE-EDWARDS, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. VI.
- \*1881 MOREAU, ÉMILE, Histoire naturelle des poissons de la France, T. I.
- 1897 OPPEL, ALBERT, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, Schlund und Darm.
- 1866 OWEN, RICHARD, On the anatomy of vertebrates, Vol. I.
- 1885 PILLIET, ALEXANDRE, Sur la structure du tube digestif de quelques poissons de mer. Bull. Soc. zool. France, T. X, p. 283—308.
- \*1824 RATHKE, HEINRICH, Ueber den Darmkanal und die Zeugungsteile der Fische. Aus den neuesten Schriften der Naturforsch. Ges. zu Danzig, I, 3, 5 Taf.
- 1837 — Zur Anatomie der Fische, 2. Abteil. J. MÜLLERS Arch. Anat. Phys., Bd. IV, p. 335—356, 3 Taf.
- \*1903 ROWNTREE, W. S., On some points in the visceral anatomy of the Characinidae with an enquiry into the relations of the ductus pneumaticus in the Physostomi generally. Trans. Linn. Soc. London, July 1903, 35 pp., 2 pl. (Zit. nach SCHWALBES Jahresberichte Anat. Entwickl.-Gesch., N. F. Bd IX.)
- 1802 RUDOLPH, KARL ASMUND, Anatomisch-physiologische Abhandlungen. III. Ueber die Darmzotten, p. 39—108, 8 Taf.
- 1828 — Grundriß der Physiologie, Bd. II, Abt. 2.
- 1906 SCHMIEDEKNECHT, OTTO, Die Wirbeltiere Europas.
- \*1854 v. SIEBOLD und STANNIUS, Handbuch der Zoonomie. 2. Teil. STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere, 2. Aufl., Buch I, Fische.



- \*1895 VOSSELER, J., Ueber Bau und Funktion der Dünndarmschleimhaut. Jahreshefte Verein vaterl. Naturk. Württemberg, Jahrg. 51, Sb. p. LVIII—LX.
- \* WALLBAUM, Artedi Ichthyol., P. II, p. 151.
- 1900 YUNG, EMILE, et FUHRMANN, OTTO, Recherches sur la digestion des poissons. (Histologie et physiologie de l'intestin. V. Histologie de la muqueuse intestinale de *Lota vulgaris*.) Arch. Zool. expériment., Sér. 3, T. VIII, p. 333—351, 2 Taf.

---

### Erläuterung zu den Tafeln XVI—XVIII.

Die Abbildungen wurden von den Herren A. und E. GILTSCH in der Weise hergestellt, daß von den Originalpräparaten durchweg in 5-facher Vergrößerung photographische Aufnahmen gemacht und Kopien auf Bromsilberpapier mit großer Sorgfalt und Geduld retouchiert wurden, um eine möglichst plastische Wirkung zu erzielen. Diese Bilder sind hier unter Reduktion auf  $\frac{6}{7}$  durch Autotypieverfahren wiedergegeben. Sämtliche Figuren sind in der Weise untereinander parallel angeordnet, daß die Höhe der Tafel der Längsrichtung des Darmes, die Breite der Tafel der Querrichtung des Darmes entspricht. Die Abbildungen sind nicht fortlaufend numeriert, sondern die den Speciesnamen beigefügten Zahlen entsprechen der fortlaufenden Numerierung in der Abhandlung selbst.

---

# Zur Frage der Konkreszenztheorie.

Von

Dr. Adloff in Königsberg.

DEPENDORF prüfte kürzlich in dieser Zeitschrift noch einmal die Tatsachen, die zur Aufstellung der sogenannten Konkreszenztheorie geführt haben. Er kommt zu dem Schlusse, daß dieselben eine genügende Erklärung für die Entwicklung des Säugetiergebisses zu geben nicht im stande sind. Seine Ausführungen richten sich zum Teil auch gegen meine Arbeiten auf diesem Gebiete, und ich möchte mir erlauben, kurz auf einige Punkte der DEPENDORFSCHEN Beweisführung aufmerksam zu machen, denen mir doch schwere Bedenken entgegenzustehen scheinen.

Die Konkreszenztheorie nimmt bekanntlich an, daß die komplizierten Zähne der Säugetiere außer durch mechanische Umgestaltungen durch Verschmelzung mehrerer ursprünglich getrennter, einfacher Zahngebilde entstanden seien; sie stützt sich im wesentlichen auf gelegentlich auftretende Anomalien im Zahnsystem der Säugetiere und des Menschen, die die Möglichkeit von Verschmelzungen überhaupt ohne weiteres demonstrieren, vor allem jedoch auf entwicklungsgeschichtliche Befunde, die eine andere Deutung kaum erfahren konnten. Es handelte sich im letzteren Falle darum, daß zusammen mit den Anlagen der funktionierenden Zähne Reste früherer Dentitionen in Erscheinung treten, die teils von ersteren getrennt bleiben, teils mit ihnen eine mehr oder weniger enge Verbindung eingehen. Diese Reste wurden zuerst und am häufigsten bei Marsupialiern beobachtet, später jedoch auch bei Placentaliern festgestellt. Ihre Entdeckung wurde einmal im allgemeinen als Beweis für den phylogenetischen Entwicklungsgang des Zahnsystems der Säugetiere aufgefaßt, dessen Entstehung aus der einfachen, einem mehrfachen Wechsel unterliegenden Amphibien- resp. Reptilienbezaehlung hiermit nachgewiesen war, es schien hiermit ferner aber auch eine plausible Erklärung für die Entstehung der heutigen hochkomplizierten Säugetierzähne aus den einfachen Formen jener niederen Wirbeltiere gegeben zu sein.

Man nahm eben an, daß die geringere Zahl, aber höhere Spezialisierung der Säugetierzähne dadurch entstanden sei, daß mehrere einfache Reptilienzähne derselben resp. verschiedener Dentitionen zu einem besser ausgebildeten Zahne, der auch nicht mehrmals, sondern nur einmal gewechselt wird, zusammengetreten seien. Die während der Umbildung der wasserbewohnenden Ahnen der Säugetiere zu Landtieren eingetretene Verkürzung der Kiefer und die durch verlängertes Eileben bedingte Verzögerung der embryonalen Entwicklung sollen die Momente gewesen sein, die eine Verschmelzung der Zahnanlagen herbeigeführt haben.

DEPENDORF leugnet nun zunächst, daß die Verkürzung der Kiefer eine Verschmelzung herbeigeführt haben könnte. Nach ihm führt dieselbe zur Beseitigung von Zähnen, nicht aber zum Zusammenrücken einzelner Zähne oder Zahnanlagen. DEPENDORF meint, daß die Zahnanlagen, die miteinander verschmelzen sollen, doch sämtlich nahezu die gleiche Entwicklungsstufe einnehmen müßten, denn verkalkte und unverkalkte Anlagen, miteinander verschmolzen, dürften kaum ein brauchbares Gebilde abgeben. Er fährt dann fort: „Normalerweise entwickelt sich die nächstfolgende Anlage bei Amphibien und Reptilien nicht eher, als bis die vorherige eine bestimmte Größe erreicht hat. Ein überall gleichmäßig erfolgender Stillstand in der Entwicklung der Zahnkeime scheint aber ausgeschlossen, er würde nur zur Verkümmern führen. Anzunehmen ist hingegen, daß einzelne Keime während des verlängerten Eilebens durchbrechen und ausfallen, andere im Kiefer verbleiben und verkümmern, und wieder andere zu brauchbaren Zähnen auf Kosten der zu Grunde gehenden auswachsen. Die unbrauchbaren überzähligen Zähne gehen zu Grunde und verschmelzen nicht. Der Zahn erhält Material zu seinem Aufbau, solange er in Funktion steht, die Zahnleiste nimmt dieses Material zurück, sobald der Zahn funktionslos wird, und verwendet es, wo es angebracht ist.

Zahnleiste und Zahnkeime werden vererbt mit der Tendenz, sich zu vervollkommen“<sup>1)</sup>.

Mit dieser Hypothese — denn auch dieser Erklärungsversuch ist nur Hypothese — verzichtet DEPENDORF von vornherein auf jede natürliche Erklärung. Denn wenn Zahnleiste und Zahnkeime mit der Tendenz, sich zu vervollkommen, bereits vererbt werden, dann brauchen wir uns ja nicht mehr den Kopf darüber zu zerbrechen, ob noch andere Ursachen bei der Entwicklung des Säugetiergebisses mitgewirkt haben. Abgesehen aber hiervon ermangelt auch die Behauptung DEPENDORFS, daß die Verkürzung der Kiefer zur Beseitigung von Zähnen, nicht aber zum Zusammenrücken einzelner Zähne oder Zahnanlagen führt, jeglichen Beweises.

Wenn auch heute bei der stammesgeschichtlichen Verkürzung der Kiefer, die bei vielen Säugetierformen in der Tat noch im Gange zu sein scheint, eine Verschmelzung von Zahnanlagen nicht mehr vorkommt, so schließt dieses doch keineswegs aus, daß unter

---

1) Von mir durch gesperrten Druck hervorgehoben.



den besonderen Bedingungen der Umwandlungszeit derartige Vorgänge wirklich stattgefunden haben. Von den heutigen Verhältnissen auf jene zu schließen, zu behaupten, weil die Verkürzung der Kiefer heute keine Verschmelzungen mehr zu stande bringt, deswegen sind dieselben überhaupt unmöglich, das heißt die Entwicklungslehre überhaupt leugnen, denn dieser Einwand kann gegen jedes entwicklungsgeschichtliche Problem ins Feld geführt werden.

Ich halte es vielmehr für viel plausibler, daß durch die Verlängerung des Eilebens, die eine Verzögerung, kein Stillstehen in der Entwicklung der Zahnanlagen verursacht haben wird, und durch die Verkürzung der Kiefer, die ihrerseits ein näheres Zusammenrücken der einzelnen Schmelzkeime herbeiführt, eine Verschmelzung derselben zu stande kommt, als daß nach der Annahme von DEPENDORF einzelne Keime zu Grunde gehen, während andere sich auf Kosten dieser auswachsen und spezialisieren. Letzteres erscheint mir nur verständlich, wenn wir eben das teleologische Prinzip der Vervollkommnung tätig sein lassen.

Denn daß Verschmelzungen nebeneinander liegender Zahnkeime möglich sind, beweisen ja nicht allein die zahlreichen Fälle derartiger Anomalien, sondern auch die Tatsache, daß gerade unter den niedersten Wirbeltieren, den Fischen, mannigfache Modifikationen sowohl der echten Zähne als auch der Hautzähne vorkommen, die nur durch Verschmelzungsprozesse erklärbar sind. Ich erinnere auch an die Zähne der fossilen Multituberculaten, die der Erklärung nur durch Spezialisierung gleichfalls große Schwierigkeiten bereiten würden.

Alle diese Erwägungen hätten aber niemals zur Aufstellung der Theorie geführt, wenn nicht die Entwicklungsgeschichte die vorher erwähnten tatsächlichen Befunde geliefert hätte, die noch heute ihre wesentlichste Stütze bilden.

DEPENDORF behauptet nun, daß die Reste ererbter Zahn-generationen, die bald getrennt, bald vereinigt mit den funktionierenden Zahnanlagen zur Beobachtung gelangen, nur der Ausdruck regressiver Vorgänge sind, daß es sich nicht um Verschmelzungen, sondern vielmehr um Trennungsvorgänge handelt. Er betont, daß die treibende Kraft für die Bildung von Seitensprossen nicht der Zahnkeim oder die Anlage ist, sondern die Zahnleiste. Die Zahnleistenfortsätze verschmelzen nicht mit der Anlage, sondern sie lösen sich nach ursprünglich gemeinsamer Anlage von ihr ab.

DEPENDORF kommt also zu derselben Auffassung, die ich schon früher an anderer Stelle vertreten habe. Ich machte damals darauf aufmerksam, daß die prälaktealen Reste bei Placentaliern sich fast stets bei Zähnen finden, die mehr oder weniger der Reduktion anheimgefallen sind, und daß auch Verschmelzungen in der Mehrzahl der Fälle bei Zähnen beobachtet werden, die, wenn auch nicht rückgebildet, doch einem Abschnitte des Zahnsystems angehören, in dem Reduktion bereits tätig gewesen ist. Ich sprach daher die

Vermutung aus, daß das Vorhandensein prälaktealer Anlagen in Zusammenhang stehe mit der größeren oder geringeren Reduktion. Wir könnten annehmen — sagte ich — daß, sowie jeder Zahn aus einer Verschmelzung verschiedener Dentitionen seinen Ursprung finde, er umgekehrt bei beginnender Rückbildung wieder in seine Komponenten zerfiele. Das Sichtbarwerden einer einst stattgehabten Verschmelzung wäre vielleicht das erste Anzeichen der schwindenden Lebensfähigkeit, bis bei immer weiter gehender Reduktion schließlich wieder eine Trennung der beiden Dentitionen stattfände. Derartige prälakteale Reste hätten also eigentlich keinen primitiven Charakter, sondern wären gewissermaßen erst sekundär zu ihrer alten Unabhängigkeit zurückgekehrt. Ich fügte hinzu, daß mir ihr Wert für die Phylogenie des Gebisses auch durch diese etwas modifizierte Auffassung keinesfalls beeinträchtigt erscheine.

DEPENDORF hält es nun von dem allgemeinen Standpunkt aus für unmöglich, derartige Rückschlüsse zu ziehen, weil die Auflösung von Organen, als ein anormaler Zustand regressiver Art, niemals einen einwandsfreien Aufschluß über seine Entstehung zu geben vermag. Nach ihm handelt es sich hier nur um die unterdrückten oder schlecht entwickelten Keime früherer Ersatzdentitionen oder prälaktealer Zahnreihen, die infolge von Verkümmern der bestehenden Zahnreihen neues Leben erhalten; „das sonst verwertete und jetzt überflüssige Material wird von der Zahnleiste auf andere benachbarte Keime übertragen in der Absicht, einen Ersatz zu schaffen. Von derartigen Keimen entstehen bisweilen mehrere zu gleicher Zeit; sie verbleiben mehr oder weniger im direkten Bereich und Verkehr mit der zu Grunde gehenden Zahnanlage und können selbst mit ihr sekundär verwachsen.“

Ich kann dieser Auffassung nicht beistimmen. Wenn ein Organ verkümmert, sei es infolge entweder von Nichtgebrauch oder von Spezialisierung benachbarter Teile, die sich auf seine Kosten vergrößern, immer ist Reduktion der Ausdruck von Mangel an Material und nicht von Ueberfluß an demselben. Die Zahnleiste kann wohl sicherlich Material an sich reißen, nicht allerdings, weil es irgendwo überflüssig ist, sondern weil es an dieser Stelle besser verwertet werden kann. Daß aber überflüssiges Schmelzkeimmaterial zur Bildung überflüssiger Zahnanlagen verwandt wird, das halte ich für wenig wahrscheinlich.

Gegen die Annahme von DEPENDORF spricht auch die Konstanz des Vorkommens dieser Reste an gewissen Stellen und ihre ganz bestimmten Lagebeziehungen zu der funktionierenden Anlage.

Ich muß entschieden bestreiten, wenn DEPENDORF behauptet, daß bei Placentaliern diese Reste niemals konstant sind. Diese Angabe ist ebenso irrtümlich, wie seine Kritik der von mir bei verschiedenen Placentaliern beobachteten und als prälakteale Reste gedeuteten Schmelzleistenfortsätze, die er zum Teil als kaum erwähnenswert bezeichnet, zum Teil für zufällige Fortsätze der per-

sistierenden Zahnkeime erklärt. Ich gebe heute gern zu, daß einige derselben eine besondere Bedeutung in der Tat wohl nicht besitzen, so Arbeit III, Fig. 76, 37. Dieses trifft aber keineswegs für sämtliche von DEPENDORF kritisierten Befunde zu; für den größten Teil muß ich auch nach meinen heutigen Erfahrungen meine damalige Deutung aufrecht erhalten. DEPENDORF hat zweifellos die fraglichen Arbeiten nicht genauer durchgesehen, sondern nur nach den Abbildungen geurteilt; sonst hätte er gefunden, daß viele Reste, die ohne Zusammenhang betrachtet, allerdings klein und bedeutungslos oder gar nur zufällig erscheinen, ihre Bedeutung erst durch analoge Beobachtungen einwandsfreier Natur erhalten haben.

Aus meinen Untersuchungen des Zahnsystems der Nagetiere geht aber hervor, daß die prälaktealen Reste auf einer gewissen Entwicklungsstufe an derselben Stelle konstant vorhanden sind, und ferner, daß auch ihre Lage zu den funktionierenden Zahnanlagen unabänderlich dieselbe ist, und zwar nicht allein bei verschiedenen Individuen und verschiedenen Arten, sondern auch bei verschiedenen Gattungen, wie bei *Sciurus* und *Spermophilus*. Es geht aber auch weiter hervor, daß entschieden Beziehungen vorhanden sind zwischen dem Grade der Reduktion und der Lage der prälaktealen Reste. Das Zahnsystem der Rodentien ist besonders instruktiv, weil in demselben Rückbildung in hohem Grade tätig gewesen ist und noch tätig ist. Bei exzessiver Ausbildung der ersten Schneidezähne zu Nagezähnen sind die übrigen Incisivi, Eckzähne und Prämolaren vollständig oder nahezu geschwunden. Die Prämolaren haben aber nur die spezialisiertesten Formen vollkommen eingebüßt, während die primitiven Typen, so die Sciuriden, sie noch teilweise erhalten haben. Jedoch sind auch letztere zweifellos auf dem Wege, sie schließlich ganz zu verlieren. Von den beiden im Oberkiefer vorhandenen Backzähnen ist der erste bei den meisten Arten ganz klein, rudimentär und stiftförmig, während einige Formen ihn überhaupt nicht mehr besitzen; unten ist bei allen Gattungen nur ein Prämolare vorhanden.

Labialwärts des kleinen stiftförmigen ersten Backzahnes im Oberkiefer finden wir nun, stets vollständig von ihm getrennt, einen typischen prälaktealen Schmelzkeim, während bei dem letzten Prämolare im Ober- wie im Unterkiefer ein ähnlicher prälaktealer Rest stets in Verbindung mit der funktionierenden Anlage angetroffen wird. Es geht hier also fraglos eine Abtrennung von staten, und zwar wird dieselbe bei den weniger rückgebildeten resp. noch im Beginn der Reduktion befindlichen  $P_2$  eingeleitet, während sie bei dem stiftförmigen ersten Prämolaren vollständig geworden ist. Auch DEPENDORF muß eine derartige Abtrennung zugeben und er setzt sich selbst in Widerspruch, wenn er später erklärt, daß die Zahnleiste Seitensprosse treibt; beides zusammen ist nicht gut möglich. Eine Abtrennung setzt eine ursprünglich gemeinsame Anlage voraus, während die Bildung von Seitensprossen eine Neubildung ist. Eine Neubildung der Zahnleiste in dieser in



jeder Beziehung gesetzmäßigen Weise, entweder, wie DEPENDORF ausführt, aus Sorge um Ersatz oder aus alter Gewohnheit, halte ich aber bei in Rückbildung begriffenen Zähnen aus den vorher erörterten Gründen für ausgeschlossen.

Es wird hierdurch auch nicht erklärt, warum die prälaktealen Reste in dem einen Falle mit der funktionierenden Zahnanlage in Zusammenhang, in dem anderen von ihr getrennt bleiben. Sind dieselben nur die Folge überflüssigen Materials, dann müßte man auch annehmen, daß sie bei im Beginn der Reduktion befindlichen Anlagen häufiger und selbständiger vorkommen würden, als bei stark rückgebildeten Zähnen, denn je reduzierter ein Organ ist, um so weniger Material wird naturgemäß vorhanden sein. Ferner: da DEPENDORF annimmt, daß das heutige Säugetiergebiß allein durch Ausfall und Untergang der überflüssigen Zähne zu stande gekommen ist: warum hat der Ueberfluß an Schmelzleistenmaterial nicht auch gelegentlich die Wirkung, daß die ausgefallenen Komponenten derselben Dentition zum Vorschein kommen? Warum dokumentiert sich die ererbte Fähigkeit der Zahnleiste, bei Ueberfluß an Material ausgefallene Glieder von neuem zum Leben zu erwecken, nur durch ihre Wiederholung, soweit sie verschiedenen Dentitionen angehören?

Nehmen wir aber Verschmelzungsprozesse an, dann ist die Erklärung nicht schwer. Die nur örtlich getrennt gewesenen Schmelzkeime sind so ineinander aufgegangen, daß ein nachheriger Zerfall ausgeschlossen erscheint. Dagegen lassen die ehemals örtlich und zeitlich geschiedenen Bestandteile naturgemäß viel eher die Möglichkeit zu, unter besonderen Umständen aus dem gemeinsamen Verbande zu dem alten Zustand zurückzukehren.

Eine andere Frage ist es allerdings, ob, wie ich früher glaubte, die prälaktealen Reste eine Verstärkung der Anlage des funktionierenden Zahnes herbeiführen können. Auch ich halte dieses heute für ausgeschlossen; im Gegenteil: die Loslösung derselben aus der gemeinsamen Anlage ist ja ein Zeichen der schwindenden Lebenskraft, bedeutet also keine Vervollkommenng, sondern Rückbildung.

Die Ausführungen DEPENDORFS zeigen eine gewisse Unklarheit und Unsicherheit.

Während er eingangs bemerkt, daß er gegen meine Äußerungen Stellung nimmt, nicht in der Absicht, die Konkreszenztheorie zu verwerfen, führt er einige Seiten später aus, daß die spezialisierte Form des Säugetierzahnes nicht durch Verwachsen oder Verschmelzen der einzelnen Glieder, sondern durch Ausfall und Untergang der überflüssigen zu stande kommt, treu dem Prinzip der Anpassung und Vererbung und mit der Tendenz, sich zu vervollkommen. Während er in den labialen Fortsätzen der Schmelzleiste einmal die Reste alter untergegangener Dentitionen erblickt, erklärt er sie kurz darauf für Neubildungen. Er hält schließlich einen unumstößlichen Beweis für die Annahme einer Verwachsung mehrerer Kegelzähne zu einem Säugetierzahn für recht wünschenswert.

Nun ich fürchte, daß dieser Wunsch nicht erfüllt werden wird, wenigstens nicht in dem Maße, wie DEPENDORF es zu verlangen scheint. Wir müssen in dem Buche der Natur zwischen den Zeilen zu lesen versuchen, auf ganz klar und deutlich geschriebene Dokumente warten wir wohl vergebens, sicherlich wenigstens, was die so unendlich weit zurückliegenden Vorgänge der Stammesgeschichte anbetrifft.

Hypothesen können nach DEPENDORF keine Theorie stützen. Demgegenüber möchte ich bemerken, daß ja die gesamte Entwicklungslehre doch zum größten Teil auf Hypothesen beruht und ich nehme wohl mit Recht an, daß DEPENDORF dieselbe deswegen nicht verwerfen wird. Es kommt eben allein auf den Wert und die Bedeutung der Hypothesen an. Die einen besitzen einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, die anderen sind reine Phantasiegebilde. Solch letztere dürfen allerdings kaum zum Aufbau einer Theorie verwandt werden. Ich glaube aber kaum, daß die Tatsachen, die zur Aufstellung der Konkreszenztheorie geführt haben, zu diesen gehören. DEPENDORF ist es jedenfalls nicht gelungen, von ihrer Bedeutungslosigkeit zu überzeugen.

Noch weniger hat er es aber vermocht, an ihre Stelle etwas anderes, Besseres zu setzen. Die Tendenz der Vervollkommenung bedeutet einen Verzicht auf jede natürliche Erklärung. Solange aber noch die Möglichkeit vorliegt, eine solche zu geben, erscheint es mir zweckmäßiger, diese Möglichkeit ins Auge zu fassen, als von vornherein die Unmöglichkeit um jeden Preis nachweisen zu wollen.

Außerdem hat die Konkreszenztheorie so ungemein befruchtend auf die Entwicklung und den weiteren Ausbau der Zahnforschung eingewirkt, daß sie allein schon als heuristische Hypothese unsere dauernde Wertschätzung beanspruchen darf.

**Regeneration und Transplantation.** Von **E. Korschelt**, Professor der Zoologie in Marburg. Mit 144 Textfiguren. 1907. Preis: 7 Mark.

**Vorträge über botanische Stammesgeschichte**, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik von **J. P. Lotsy**. Erster Band: **Algen und Pilze**. Mit 430 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Syphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergide Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Pletasciaceae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoasineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. Charphyten. Namenregister. Sachregister.

**Vorlesungen über Deszendenztheorien** mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden von **Dr. J. P. Lotsy**. Erster Teil. Mit 2 Tafeln u. 124 Textfiguren. 1906. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung, 1906, Nr. 5:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum übersehbar und deshalb ist Lotsys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freuden zu begrüßen.

Frankfurter Zeitung, 1906:

... Es kann also das Buch allen denen empfohlen werden, die sich für die Theorien von der Entstehung der Arten, der Anpassung, der Variation und Vererbung interessieren.

**Die Hymenopteren Mitteleuropas.** Nach ihren Gattungen und zum grossen Teil auch nach ihren Arten analytisch bearbeitet. Von Prof. Dr. **Otto Schmiedeknecht**. Custos des F. Naturalienkabinets in Rudolstadt. Mit 120 Figuren im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

**Einführung in die Deszendenztheorie.** Sechs Vorträge, gehalten von **Karl Camillo Schneider**, a. o. Prof. der Zoologie an der Universität Wien. Mit 2 Tafeln, einer Karte und 108 teils farbigen Textfiguren. 1906. Preis: 4 Mark. Frankfurter Zeitung vom 25. Nov. 1906:

Schneiders Vorträge geben einen guten Ueberblick über den heutigen Stand der Abstammungsfrage; sie bieten in konzentrierter Form ein reiches Material dar. ... Wer sich mit diesen Fragen schon etwas beschäftigt hat, wird mancherlei Anregung finden; er wird sich vor allem an der Hand dieses Buches bequem darüber orientieren, wie die einzelnen Unterprobleme der Deszendenztheorie ineinander greifen und in welchem Verhältnis sie zur Hauptfrage der Abstammung stehen.

**Temperatur und Zustand des Erdinnern.** Eine Zusammenstellung und kritische Beleuchtung aller Hypothesen. Von Dr. **Hermann Thiene**, Assistent am mineralog. Institut der Universität Jena. 1907. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Zoologisches Wörterbuch.** Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke verfasst von Dr. E. Bresslau, Privatdozent in Strassburg i. E., Professor Dr. J. Eichler in Stuttgart, Professor Dr. E. Fraas in Stuttgart, Professor Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Professor Dr. H. E. Ziegler in Jena, herausgegeben von Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Jena. Erste Lieferung. A—F. Seite 1—208. Mit 196 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 3 Mark.



# Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.

Herausgegeben von

**Dr. Oskar Hertwig,**

o. ö. Prof., Direktor des anatomisch-biologischen Instituts in Berlin.

Mit 3236 Abbildungen im Text.

Preis des ganzen Werkes: 135 Mark, geb. 150 Mark.



## Inhalt:

- Bd. I. Teil 1, I. Hälfte: O. Hertwig, Einleitung und allgemeine Literaturübersicht. Waldeyer, Geschlechtszellen. R. Hertwig, Eireife, Befruchtung und Furchungsprozeß. O. Hertwig, Lehre von den Keimblättern. O. Hertwig, Mißbildungen und Mehrfachbildungen. Mit 244 Abbildungen. Preis: 32 Mark, geb. 34,50 Mark.
- Bd. I. Teil 1, II. Hälfte und Teil 2: Rückert u. Mollier, Entstehung der Gefäße und des Blutes. Keibel, Äußere Körperform. Schauinsland, Eihäute der Reptilien und Vögel. Strahl, Embryonalzellen der Säuger und die Placenta. Mit 886 Abbildungen. Preis: 21 Mark, geb. 23,50 Mark.
- Bd. II. Teil 1 und 2: Göppert, Mund, Mundhöhle mit Drüsen und Zunge, Schwimmblase, Lunge und Kehlkopf. Maurer, Darmsystem. W. Krause, Haut und ihre Nebenorgane. Burckhardt, Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle. Peter, Geruchsorgan und Jacobsonsches Organ. Peter, Äußere Nase und Gaumen. R. Krause, Gehörorgan. Froriep, Auge. Mit 507 Abbildungen. Preis: 23,50 Mark, geb. 26 Mark.
- Bd. II. Teil 3: v. Kupffer, Morphogenie des Zentralnervensystems. Ziehen, Morphogenie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. Mit 568 Abbildungen. Preis: 20 Mark, geb. 22,50 Mark.
- Bd. III. Teil 1: Maurer, Muskelsystem und elektrische Organe. Felix und Bühler, Harn- und Geschlechtsorgane. Poll, Nebennierensysteme. Mit 509 Abbildungen. Preis: 28,50 Mark, geb. 31 Mark.
- Bd. III. Teil 2 und 3: Flemming, Histogenese der Stützsubstanzen der Binde substanzgruppe. Hochstetter, Blutgefäßsystem. Braus, Extremitäten und Extremitätenskelett. Schauinsland, Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Gaupp, Kopfskelett. Barfurth, Regenerationen der Wirbeltierembryonen. Keibel, Entwicklungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwicklung. O. Hertwig, Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie. Mit 522 Abbildungen. Preis: 34 Mark, geb. 36,50 Mark.

6692

# JENAIISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER  
MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT  
ZU JENA

## DREIUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, SECHSUNDREISSIGSTER BAND

DRITTES UND VIERTES HEFT

MIT 15 TAFELN UND 69 FIGUREN IM TEXT

### Inhalt:

- BECKER, J., Ueber Zungenpapillen. Ein Beitrag zur philogenetischen Entwicklung der Geschmacksorgane. Hierzu Tafel XIX.  
PETERSEN, HANS, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. Hierzu Tafel XX—XXII.  
ZIEGLER, HEINRICH ERNST, Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. Hierzu Tafel XXIII.  
JONESCO, CONSTANTIN N., Ueber die Ctenophore *Eurhamphaea vexilligera*. Hierzu Tafel XXIV.  
PYCHLAU, WALDEMAR, Untersuchungen an den Brustflossen einiger Teleostier. Hierzu Tafel XXV—XXVII.  
HALLER, B., Zur Phylogenese des Nierenorgans (Holonephros) der Knochenfische. Hierzu Tafel XXVIII—XXXIII.  
DEPENDORF, Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie.  
KNOPF, OTTO, Jahresbericht der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1907.

PREIS: 32 MARK



JT JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1908

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.  
Ausgegeben am 25. August 1908.

**Zellen-Studien.** Von Dr. **Theodor Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1887. Mit 4 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1888. Mit 5 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark 50 Pf. — Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. 1890. Mit 3 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark. — Heft IV. Ueber die Natur der Centrosomen. 1901. Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Textfiguren. Preis: 15 Mark. — Heft V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. 1905. Mit 2 lithographischen Tafeln und 7 Textfiguren. Preis: 4 Mark. — Heft VI Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. 1907. Mit 10 Tafeln und 73 Figuren im Text. Preis: 30 Mark.

**Das Problem der Befruchtung.** Von Dr. **Th. Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Mit 19 Abbildungen im Text. 1902. Preis: 1 Mark 80 Pf

**Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns.** Von Dr. **Th. Boveri**, Professor an der Universität Würzburg. Mit 75 Abbildungen im Text. 1904. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Die Tiefsee-Fische.** Bearbeitet von Prof. Dr. **August Brauer** in Berlin. I. Systematischer Teil. Mit 16 Tafeln, 2 Karten und 176 Figuren im Text. 1906. Preis: 140 Mark (für Abnehmer des Gesamtwerkes „Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition“: 120 Mark). (Bildet zugleich Bd. XV, Lfg. 1 der „Wissenschaftlichen Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898—99“, herausgegeben von Geheimrat Prof. Dr. Carl Chun, Leiter der Expedition.)

Durch die Expedition ist die Kenntnis namentlich der bathypelagischen Fische ausserordentlich erweitert worden. Von den 90 Gattungen und 206 Arten gehören zu ihnen 60 Gattungen und 151 Arten, und 14 Gattungen und 54 Arten sind neu. Aber nicht nur in quantitativer Hinsicht ist ein grosser Gewinn erzielt, sondern auch in qualitativer, indem neue biologisch ausserordentlich interessante und für allgemeine Fragen wichtige Formen gefangen wurden, die zu einer Fülle von neuen Fragen, die die Tiefsee bietet, führen. Einen nicht geringen Vorzug hat diese Bearbeitung vor früheren, nämlich den einer ganz vorzüglich farbigen Abbildung der neuen und vieler schon bekannt gewesener Formen. Diesem wichtigen Teile der Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, dem Werke von Brauer über die Tiefsee-Fische, werden viele ein Interesse entgegenbringen, die auf die Anschaffung des ganzen vielbändigen Unternehmens verzichten müssen.

**Die blutsaugenden Dipteren.** Leitfaden zur allgemeinen Orientierung, mit besonderer Berücksichtigung der in den deutschen Kolonien lebenden Krankheitsüberträger. Von Dr. **Karl Grünberg**, Assistent am zoologischen Museum zu Berlin. Mit 127 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 4 Mark 50 Pf.

**Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie.** Von Dr. **Paul Jensen**, Professor an der Universität Breslau. Mit 5 Figuren im Text. 1907. Preis: 5 Mark.

**Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von Dr. **Julius**

**Kollmann**, o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Basel. 1907. Preis des vollständigen Werkes (2 Teile) 26 Mark, geb. 30 Mark. Erster Teil: Progenie, Blastogenie, Adnexa embryonis, Forma externa embryonum, Embryologia ossium, Embryologia musculorum. Mit 340 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte. Zweiter Teil: Embryologia intestinorum, Embryologia cordis et vasorum, Embryologia cerebri et nervorum, Organa sensuum, Nomina auctorum, Index rerum, Index auctorum. Mit 429 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte.



# Ueber Zungenpapillen.

## Ein Beitrag zur phylogenetischen Entwicklung der Geschmacksorgane.

Von

**J. Becker**, Tierarzt, Hanau.

Hierzu Tafel XIX und 44 Figuren im Text.

### Einleitung.

Auf der Oberfläche der Zungenschleimhaut der Säugetiere erheben sich als Papillen bezeichnete Fortsätze, welche nach Gestalt, Zahl, Anordnung und Funktion wesentlich verschieden sind. Zahlreiche wissenschaftliche Arbeiten, deren Gegenstand sie seit langem geworden sind, haben bis heute die Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Papillen zueinander noch nicht zweifellos klarzustellen vermocht, so daß weitere Untersuchungen nach dieser Richtung wohl noch von Wert und Interesse sein dürften.

Die vorliegende Arbeit wurde unternommen auf Anregung des Herrn Prof. Dr. phil. F. RÖMER, Direktors des Senckenbergischen Museums zu Frankfurt a. M., in der Erwartung, an den mir zahlreich zur Verfügung stehenden Zungen unserer Haussäugetiere durch sorgfältigste Untersuchungen neue bemerkenswerte Tatsachen feststellen zu können, welche geeignet sind, die obige Frage ihrer Lösung näher zu bringen.

Zur Untersuchung dienten Zungen von Pferd, Rind, Schaf, Ziege, Schwein, Hund und Katze. Solche von Rind, Schaf und Schwein standen besonders zahlreich zur Verfügung, außerdem eine größere Anzahl Rinder-, Schaf- und Schweineföten.

### Technik.

Sämtliches Material wurde frisch untersucht, ein großer Teil nochmals nach Einlegen in Alkohol oder Formol. Zur mikroskopischen Untersuchung bestimmte Stückchen wurden frisch, teilweise noch lebenswarm in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Als solche wurde teils eine Lösung von 10 Proz. Salpetersäure —

0,5 Proz. Chromsäure — 96-proz. Alkohol im Verhältnis von 4:3:3 verwendet, teils eine Mischung von 10-proz. Formollösung mit MÜLLERScher Flüssigkeit nach den Angaben in den BEHRENSschen „Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten“, Leipzig 1898. Als Färbemittel wurde eine Mischung von Boraxkarmin und Bleu de Lyon ( $\frac{7}{8}$  :  $\frac{1}{8}$ ), als Einbettungsmittel Paraffin benutzt. Die Zeichnungen wurden, soweit nicht anders angegeben, unter Benützung eines Leitzschen Zeichenokulars und Systems 2 angefertigt.

Vor der Wiedergabe der Untersuchungsergebnisse dürfte es sich empfehlen, einige anatomische Angaben allgemeiner Natur über die Zunge zur Orientierung vor auszuschicken.

Die Zunge ist ein mehr oder weniger langgestrecktes, weiches, muskulöses Organ, das sich am Zungenbein, an den beiden Aesten des Unterkiefers und im Kinnwinkel befestigt. Man unterscheidet an ihr den Grund (Wurzel), den Körper und die Spitze. Als Zungengrund betrachtet man den hintersten Teil bis zur Einpflanzungsstelle des Arcus palato-glossus; der Körper ist nach vorn begrenzt durch das Frenulum an der Bodenfläche und auf der Rückenfläche durch eine beim Pferd und den Wiederkäuern deutlich vorhandene Querfurche; als Zungenspitze bezeichnet man den freibeweglichen vordersten Teil. Da die Zunge im allgemeinen ein plattes Gebilde ist, so lassen sich an ihr eine obere oder Rückenfläche und eine Unter- oder Bodenfläche unterscheiden; am Zungenkörper sind außerdem Seitenflächen vorhanden, die besonders bei jenen Tieren, deren Zungenrückenfläche eine starke Hervorwölbung — Rückenwulst — im Bereiche des Mittelstückes zeigen, größeren Umfang aufweisen. Der Rückenwulst ist stark ausgebildet vorhanden bei den Wiederkäuern und in gewissem Sinne auch beim Pferd, also bei jenen Tieren, deren Zungenrückenfläche eine Querfurche aufweist. Beim Hund, mehr noch bei der Katze ist an Stelle eines Wulstes eine muldenförmige Vertiefung vorhanden. Die Zunge des Hundes läßt außerdem eine in der Mitte der Rückenfläche von der äußersten Spitze bis zum Grande verlaufende deutliche Furche, Sulcus medialis, erkennen. Eine solche findet sich mehr oder weniger lang und deutlich bei allen Zungen mit mehr abgerundeter freier Spitze (Pferd, Schaf, Ziege) und mit einer leichten Einkerbung an der Stelle, wo die beiden Zungenränder sich vereinigen. Die Zunge ist von einer im allgemeinen von vorn nach rückwärts an Dicke zunehmenden Schleim-

haut überkleidet. Besonders dick ist dieselbe auch auf der Zungenspitze an der Stelle, wo sich beim Rind und der Katze die Hornzähne finden, und zwar wird dies durch den erheblich stärkeren Epithelzellenbelag bedingt, welcher den Hornzähnen eine für ihre mechanische Funktion notwendige Festigkeit geben soll. Man kann wohl sagen, daß die Dicke der Schleimhaut und die Höhe der mechanisch wirkenden Papillen proportional sind. Demgemäß ist die Schleimhaut an der Unterfläche der Zunge, wo die genannten Papillen fehlen, am dünnsten.

Die Oberfläche, insbesondere die Rückenfläche der Zungenschleimhaut trägt Fortsätze oder Papillen, welche man ihrer Form nach unterscheidet in:

- 1) Papillae filiformes, fadenförmige Papillen, Fadenpapillen,
- 2) „ fungiformes, pilzförmige Papillen, Pilzpapillen,
- 3) „ vallatae, umwallte Papillen, Wallpapillen,
- 4) „ foliatae, blätterige Papillen.

Die blätterigen Papillen werden auch als MAYERSche Organe oder nach ihrer Lage am Zungenrande als „Randorgane“ bezeichnet. Letztere Bezeichnung muß nach der Entstehung dieses Organes als die passendere angesehen werden.

Die unter 2—4 genannten Papillen stellen die den Geschmack vermittelnden Organe dar, indem ihr Epithel spezifisch gebaute, bald mehr ovale, bald mehr schlauchförmig gestaltete Zellengebilde beherbergt, welche als Geschmacksknospen oder Schmeckbecher bezeichnet werden. Diese stehen mit dem Geschmacksnerven (Nervus glossopharyngeus, IX. Gehirnnerv) in Verbindung. Nach ARNSTEIN (1) umrankt dieser Nerv mit feinsten varikösen Endfibrillen sowohl die Deckzellen, als auch die axialen Zellen, Sinneszellen, aus denen sich eine Geschmacksknospe zusammensetzt.

## Eigene Untersuchungen.

### A. Einige Angaben über die Größenverhältnisse bei den Zungen der untersuchten Tiergattungen.

Bei älteren Pferden beträgt die Länge der Zunge etwa 43 cm, ihre Breite an dem Standort der Wallpapillen 7 cm, an der schmalsten Stelle der Zunge vor der Querfurche (ca. 17 cm vom freien Ende entfernt) 5 cm, kurz vor dem freien Ende 7 bis 7,5 cm.



Bei einem  $1\frac{1}{2}$  Jahr. alten Pferde betrug die Länge 34 cm die Breite 6,5 cm bzw. 4,1 cm bzw. 6,3 cm. Die Zunge eines 1 Jahr alten Pferdes war 30 cm lang und 6,5 cm bzw. 3,5 cm bzw. 5,7 cm breit.

Die Zunge des Pferdes verjüngt sich also in ihrem mittleren Teile ganz beträchtlich, ja nahezu bis zur halben Breite des Zungenkörpers bei jungen Tieren, bei welchen sie auch eine äußerst schlanke Gestalt aufweist. Die Spitze ist an ihrem freien Ende bei älteren Tieren gleich breit oder etwas breiter, bei jüngeren Tieren nur wenig schmaler als der Zungenkörper. Bei letzteren erhält man an dem verjüngten Teil der Zungenspitze eine ovale Querschnittsfläche gegenüber einer mehr dreieckigen bei älteren Pferden. Der ovale Teil von 2,5 cm Dicke verflacht zur breiten Zungenspitze mit zuletzt nur 3—4 mm Dicke.

Die Zunge des Rindes wird 37—40 cm lang, die Quersfurche liegt 20—25 cm hinter dem Zungenende. Die Breite beträgt an den Wallpapillen 8,5 cm, vor der Furche 8 cm, an der Spitze 8,5 cm. Bei der Zunge eines 3 Wochen alten Kalbes ergab sich eine Länge von 20 cm, eine Breite von 5 cm bzw. 5 cm bzw. 5,3 cm. Die Quersfurche lag 10,5 cm hinter dem Zungenende.

Die Zunge vom Schafe wird etwa 13 cm lang; die Quersfurche liegt 9 cm hinter dem Zungenende. Die Breite beträgt 3,5 cm bzw. 3 cm bzw. 3,3 cm.

Die Zunge der Ziege wird etwa 14 cm lang; die Quersfurche liegt 9 cm hinter dem Zungenende. Die Breite beträgt 3,5 cm bzw. 3 cm bzw. 3,5 cm.

Die Zunge des Schweines zeigt eine Länge von 19—24 cm bei etwa  $\frac{3}{4}$  bis 1 Jahr alten Tieren. Die Breite beträgt ziemlich gleichmäßig bis zum spitz zulaufenden Ende 4,5—5 cm. Die Zunge eines etwa 3 Jahre alten weiblichen Tieres wies folgende Größenverhältnisse auf: Länge = 30 cm (freie Spitze 11 cm lang), Breite = 5,5 cm bzw. 6 cm bzw. 7,5 cm, und die eines 2 Jahre alten männlichen Tieres: Länge = 28 cm (Spitze 11 cm), Breite = 5,2 cm bzw. 6 cm bzw. 6,2 cm.

Beim Hunde fanden sich folgende Größen: bei 21 cm Länge der Zunge kamen auf die freie Spitze 6 cm, bei 13 cm Länge 4,5 cm; die Breite betrug im ersten Falle 4,8 cm, im zweiten 3,5 cm.

Die Zunge der Katze ist etwa 5,5 cm lang, davon kommen auf die freie Spitze 1,7 cm; die Breite beträgt 1,8 cm.

Erwähnt sei noch, daß das Endstück der Zungenspitze der Fleischfresser auffallend dünn ist.

## Ueber das Vorkommen von Pigment in der Zunge der Tiere.

Das Vorkommen von Pigment in der Zunge beobachtete ich bei Rind, Schaf, Ziege und Hund, und zwar finden sich beim Schafe Zungen, bei welchen die ganze Schleimhaut pigmentiert ist. Bei den Wiederkäuern kommt Pigment auch ausschließlich in den Pilz- und Wallpapillen oder nur in einzelnen derselben vor; sie fallen durch ihre tiefschwarze, glänzende Oberfläche in die Augen.

Unter 332 Rinderzungen zeigten 51 Stück = 15,36 Proz. Pigmentierung. Auch bei vollkommen weißen Rindern kommt Pigment in der Zungenschleimhaut vor; nicht alle schwarzhaarigen Rinder haben Zungenpigment.

Bezüglich des Vorkommens von Pigment in der Zungenschleimhaut der Schafe stellte ich fest:

von 86 weißen Schafen hatten 10 Stück pigmentierte Zungen . . . . .	= 11,6 Proz.
von 16 brannen Schafen hatten 16 Stück pigmentierte Zungen . . . . .	= 100 Proz.
von 8 weiß und braunen Schafen hatten 8 Stück pigmentierte Zungen . . . . .	= 100 Proz.
von 20 weißen Schafen mit schwarzen Köpfen hatten 20 Stück pigmentierte Zungen . . . . .	= 100 Proz.

Es hatten also von 130 Schafen 54 Stück = 41,5 Proz. pigmentierte Zungen.

Alle Schafe, welche Pigment in der Haut führen, zeigen auch Pigment in der Zungenschleimhaut.

Das Pigment lagert in seiner Hauptmasse im Epithel, an der Grenze gegen das Bindegewebsstratum. Es bildet hier ein dichtes, einem Wurzelwerk ähnliches Netz, dessen Fäden von rundlichen, trübkörnigen Zellen in 2–6 Fortsätzen ausgehen. Von diesen ziehen zwischen den Epithelzellen sich anscheinend verästelte Pigmentfäden von körniger Struktur rankenförmig gegen die Schleimhautoberfläche, ohne dieselbe ganz zu erreichen. Das Oberflächenepithel führt nur körnige Mengen um den Zellkern herum. Die Pigmentfäden umranken auch die Geschmacksknospen und treten in den unteren Teil derselben ein, während man im Innern Schollen und Körner findet. Nahe der Epithelgrenze finden sich vereinzelte kleine Pigmentanhäufungen auch im Bindegewebsstratum.

## B. Spezielle Untersuchungen über die Zungenpapillen.

### 1. Pferd.

*Papillae filiformes.* Die fadenförmigen Papillen stellen beim Pferde dünne, gegen den Zungengrund gerichtete Gebilde dar mit einer tief in das Schleimhautepithel hineinreichenden Hornscheide. Sie bedecken die ganze Rückenfläche der Zunge bis ca. 2 cm hinter den Wallpapillen, wo sie sich vom hinteren Ende des Randorganes einer Seite zu dem der anderen Seite geradlinig oder in Form eines W abgrenzen. Auch findet man Fadenpapillen an den Seitenflächen des Zungenkörpers etwa 4 cm vom Rande nach abwärts. Am freien Ende der Zungenspitze greifen sie ca.  $\frac{1}{2}$  cm breit auf die Bodenfläche über. Die Höhe dieser Papillen nimmt von der Spitze gegen den Zungengrund zu; sie geben der Zungenrückfläche ein sammetähnliches Aussehen. Hinter den Wallpapillen werden die *Papillae filiformes* sofort kleiner und nehmen die Form rundlicher Prominenzen an, die sich schließlich mit den Ausführungsgängen der Balgdrüsen mischen. An Horizontalschnitten läßt sich erkennen, daß die Fadenpapillen der Pferdezunge in Gruppen von 2—6 Einzelpapillen, die hufeisenförmig gelagert sind, zusammenstehen, daß diese Gruppen Reihen bilden und innerhalb derselben alternierend angeordnet sind.

Bei der Zunge eines  $\frac{3}{4}$  Jahr alten Fohlens fiel es auf, daß die Bodenfläche der Zunge in gleicher Weise wie die Rückenfläche ein sammetähnliches Aussehen zeigte. Bei Betrachtung eines Stückchens derselben unter dem Mikroskope bei auffallendem Lichte



Fig. 1. Fadenförmige Papillen auf der Bodenfläche einer Fohlenzunge.

ließ sich eine gleichmäßige dichte Besetzung mit feinen, fadenförmigen Papillen erkennen. Sie waren gegen das Zungenbändchen gerichtet, biegsam, weich, und das Bild erinnerte an den Zungengrund des Schweines und der Fleischfresser. Während die Fadenpapillen der

Zungenrückfläche mit einer Hornscheide versehen sind, sehen wir diese Papillen, welche nur  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  so hoch wie jene waren (Fig. 1), auf ihrer Oberfläche mit losen Hornplättchen oder verhornten Zellen besetzt, welche länglich-oval, manchmal auch spitz und gegen das freie Ende der Papille gerichtet sind.



**Papillae fungiformes.** Diese Papillenart ist beim Pferde mehr als bei den anderen hier untersuchten Tieren von der Rückenfläche der Zunge verschwunden. Abgesehen von ganz vereinzelt Exemplaren in der Nähe der Wallpapillen, finden sie sich nur auf der Zungenspitze, vom freien Ende bis etwa 5 cm nach rückwärts. Sie stehen hier als flache, kleine Gebilde schwer sichtbar zwischen den Papillae filiformes, meist nur durch ihren Glanz erkennbar. Etwa 10–12 Stück kommen auf den Raum eines Quadratcentimeters. Im übrigen bilden sie einen seitlichen Kranz um die Rückenfläche der Zunge vom Randorgan der einen Seite um die Zungenspitze herum zu dem der anderen Seite. An den Seitenflächen kommen sie in 2, 3 und 4 Reihen vor, etwa 50–55 Stück auf jeder Seite, und auf 1 qcm kommen im günstigsten Falle 5 Pilzpapillen. Sie finden sich nicht selten zu zweien und dreien aneinander gelagert oder auch verwachsen, in welchem Falle ihre Mehrzahl durch Einbuchtungen des Randes und 2 oder 3 Zentren auf der Oberfläche zu erkennen ist. Gegen die Randorgane hin ist ihre Zahl geringer, und häufig hören sie schon in einiger Entfernung vor denselben auf. In einem Falle fand sich aber noch auf einer mittleren Leiste des Randorganes eine typische Pilzpapille. Am Rande der Zungenspitze treten sie in ein oder zwei Reihen auf. Hier, wie auch an den Seitenflächen, sieht man, daß die Pilzpapillen in Reihen und alternierend stehen, d. h. eine Papille der einen Reihe steht seitlich zwischen zwei Papillen der benachbarten Reihe. Außerdem beobachtet man am Rande der Zungenspitze, daß eine Pilzreihe, nahe der Bodenfläche beginnend, schräg nach vorn und oben gegen die Rückenfläche verläuft. Gegen die Umbiegungsstelle des Seitenrandes in den vorderen Rand der abgerundeten Zungenspitze werden die Reihen zahlreicher, und dementsprechend auch die Papillen, letztere aber auch kleiner. Sie treten hier mit den Fadenpapillen, jedoch in etwas breiterer Ausdehnung als diese, auf die Bodenfläche über und stehen hier sehr dicht. Auf eine Fläche von  $6 \times 10$  mm kommen 23 Pilzpapillen. Die Breite der Pilzpapillen des Pferdes wechselt zwischen schwach  $\frac{1}{2}$  mm bis 2 mm. Ihre bedeutendste Höhe und Größe erlangen sie auf dem hinteren Teile des Randes der Spitze; ihre Höhe hängt ganz vom Standort und der Umgebung ab. Während die in Schleimhautfalten stehenden oft beträchtlich, in einem Falle 3 mm hoch wurden, fand ich unmittelbar daneben am Rande der Furche solche von kaum 1 mm Höhe.

An der Zunge eines  $1\frac{1}{2}$  Jahr alten Pferdes fanden sich auf

der Bodenfläche der Zungenspitze zahlreiche grubchenförmige Stellen, die gegen das Frenulum hin deutlicher wurden und hier zum Teil von einem gut sichtbaren Kreise umgeben waren, so wie die Papillae fungiformes häufig von einer Vertiefung im Epithel umgeben sind. Diese Gebilde (Fig. 2) sahen aus wie auf der Schleimhaut plattgedrückte Papillen. Vom Frenulum setzten sie sich eine Strecke weit nach rückwärts parallel den Papillenreihen am Zungenrande fort. Hier waren sie dann unter der Lupe mit Sicherheit als deutlich umgrenzte, ganz flache Pilzpapillen zu erkennen.

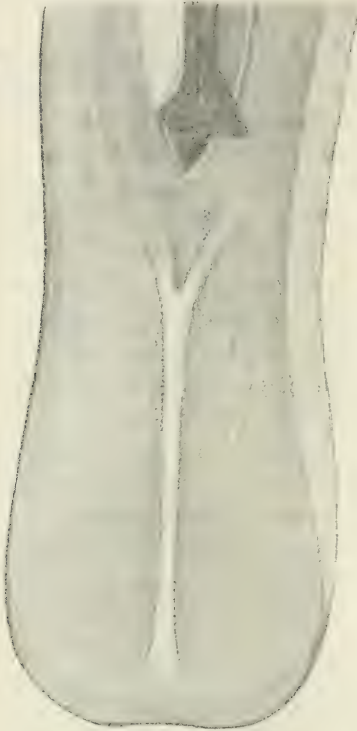


Fig. 2. Bodenfläche einer Pferdezunge mit verkümmerten Pilzpapillen.

In einem Falle fand ich rückwärts von den umwallten Papillen nahe der Mittellinie 3 ziemlich große Pilzpapillen von deutlich keulenförmiger Gestalt nahe beieinander stehend.

An der Zunge eines andert-halb-jährigen Pferdes war es mir möglich, festzustellen, daß die Papillen der Seitenflächen des Zungenkörpers von vorn-unten nach hinten-oben gegen den Zungenrand verlaufende Reihen bilden, daß dagegen auf der Rückenfläche der Zungenspitze die Pilzreihen vom Rande nach vorn gegen die Zungenmittellinie ziehen.

*Papillae vallatae.* Die Wallpapillen des Pferdes liegen gewöhnlich zu zweien auf dem hinteren Teile des Zungenkörpers beiderseits der Medianlinie, gegen diese mit ihrer Längsachse von vorn-außen nach hinten-innen geneigt derart, daß sie mit ihrem vorderen Ende ungefähr 1 cm, mit dem hinteren  $\frac{1}{2}$  cm von der Zungenmittellinie, beide also vorn 2 cm, hinten 1 cm voneinander entfernt sind. Ihre Lage zu den Randorganen kann insofern wechseln, als sie an manchen Zungen weiter von diesen weg nach vorn gerückt erscheinen, wie dies aus einem Vergleich der Figg. 3 und 5 ersichtlich ist, welche die Lageverhältnisse bei einem

1½ und einem 1 Jahr alten Fohlen erkennen lassen. Die Form der Wallpapillen des Pferdes ist in der Regel eine ovale, nach hinten manchmal etwas verjüngt. Die Länge beträgt bei jüngeren Tieren 6 mm, bei älteren 8—9 mm, die Breite 4 bzw. 4—5 mm. . In der Regel sind 2 umwallte Papillen vorhanden, doch kommen sie auch in der Drei- und Vierzahl vor, und zwar nach meinen Beobachtungen häufiger, als man gemeinhin anzunehmen geneigt ist. So fand ich unter 11 ohne Auswahl zur Untersuchung gelieferten Pferdezungungen 3 Stück mit 3 und 2 Stück mit 4 umwallten Papillen. Bei dem Vorhandensein einer dritten Papilla vallata lag dieselbe in 2 Fällen als Papilla vallata centralis (nach MÜNCH) in der Mittellinie der Zunge hinter den normalen Papillen, in



Fig. 3.

Fig. 3. Papilla vallata centralis beim Pferd.

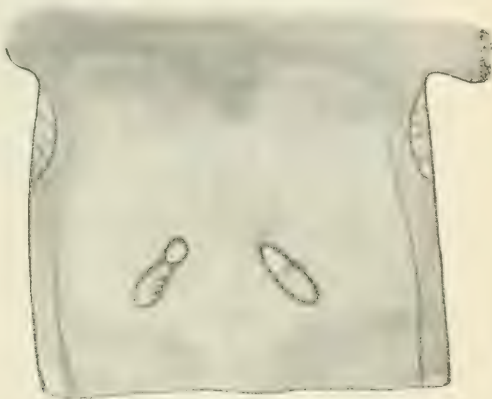


Fig. 4.

Fig. 4. Papilla vallata accessoria lateralis beim Pferd, einseitig.

einem Falle halb so groß wie die letzteren und von einem deutlichen Wall umgeben, im anderen Falle nur in der Größe einer starken Pilzpapille, umgeben von einer sternförmigen Grube, welche durch Schleimhautfalten in der Höhe der Papille gebildet wurde (Fig. 3). Im dritten Falle lag die accessorische Wallpapille von 4 mm Länge und Breite unmittelbar hinter der rechtsseitigen 9 mm langen und 4 mm breiten Hauptpapille, nur durch einen Graben von ihr getrennt (Fig. 4). Die linksseitige Papille war 14 mm lang, 4 mm breit, entsprach also in ihrer Längenausdehnung der Gesamtlänge der beiden rechtsseitigen Papillen. Während die Oberfläche der rechtsseitigen vorderen Papille und der entsprechende Teil der linken Papille stark ulceriert erschienen, war bei der



accessorischen Papille und dem entsprechenden Teile der linksseitigen Papille die Oberfläche glatt, glänzend und etwas hervortretend; man hatte den Eindruck, als ob es sich um alte und neue Teile handle, die sich rechts getrennt erhielten, links miteinander verschmolzen.

In den beiden Fällen, wo 4 umwallte Papillen, also noch 2 accessorische, vorhanden waren, lag im einen Falle (Fig. 5)



Fig. 5. *Papilla vallata accessoria lateralis* beim Pferd, beiderseitig.

je eine derselben hinter den beiderseitigen Hauptpapillen, in deren Längsachse, und zwar rechts 5 mm entfernt, eine 1 mm breite, mit tiefem Graben umgebene Papille, links eine größere, 4 mm lang und gut 2 mm breit, deren Graben in den der vorderen Papille überging. Fig. 6 zeigt einen Fall, in dem die beiden accessorischen Wallpapillen

linksseitig in der Längsachse der Hauptpapille liegen, die eine auch unmittelbar hinter der Hauptpapille, die zweite, etwa halb so große,  $3\frac{1}{2}$  mm entfernt



Fig. 6. *Papilla vallata accessoria lateralis* beim Pferd.

hinter der ersteren. An Stelle einer *Papilla centralis* fand sich eine Grube im Epithel der Schleimhautoberfläche. Die Drüsen-

felder der accessorischen Wallpapillen hingen mit denjenigen der Hauptpapillen zusammen, mit Ausnahme der Fälle, wo es sich um eine *Papilla vallata centralis* handelte.

Die Oberfläche der umwallten Papillen des Pferdes zeigt ein mehr oder weniger höckeriges oder zerklüftetes Aussehen. Gewöhnlich liegt sie im Niveau der Schleimhautoberfläche, doch kommt es bei älteren Tieren auch vor, daß sie tiefer liegt. In dem beobachteten Fall war sie schmal und lang, indem der obere Teil mit den sekundären Erhebungen durch äußere Einwirkungen zum Schwinden gebracht war. Beachtenswerte Verhältnisse boten auch die beiden Wallpapillen eines Pferdes, welche sich zusammengesetzt erwiesen aus einer größeren Anzahl etwa 2 mm hoher, teils spitzer, teils breiter Einzelpapillen, die unter sich ringsum fast bis ins Niveau des Bodens des äußeren Ringgrabens getrennt waren. An beiden Papillen ließ sich eine zusammenhängende, ziemlich in der Mitte der Längsachse verlaufende, vorn und hinten in den Graben einmündende Furche erkennen, so daß jede Papille aus zwei Teilen zusammengesetzt erschien. Am Rande der Papillen innerhalb des Grabens waren die sekundären Papillen zu schuppenförmigen Gebilden abgeplattet. — Vom Rande der Wallpapillen des Pferdes ziehen sich oft Buchten tief gegen das Innere, deren Seitenepithel zahlreiche Geschmacksknospen beherbergt (Fig. 4, rechts). Das Vorkommen zweier nadelstichähnlicher, mit bloßem Auge erkennbarer Oeffnungen auf der Mitte der Papillenoberfläche wurde in einem Falle beobachtet; eine andere Papille bot das Bild zweier ineinander geschachtelter Papillen, indem zwei in der Mitte der Papille liegende runde Erhebungen von einem ziemlich tiefen Graben umgeben waren, so wieder für sich eine umwallte Papille darstellend. Weiterhin findet man am äußeren Rande des Grabens oder im Verlaufe des Walles nicht selten kleinere, ca. 1 mm starke Papillen, die von tiefen Furchen umgeben sind und wie abgesprengte Teile der Wallpapillen erscheinen (Fig. 5, links).

Der Wall der *Papilla vallata* des Pferdes ist im allgemeinen schlecht entwickelt und schlaff; er läßt sich leicht von der Papille so weit abziehen, daß diese in ihrer ganzen Gestalt mit den sie umgebenden Drüsenmündungen am Grabenboden zu Tage tritt.

Die Geschmacksknospen von birnförmiger Gestalt liegen in 10—12 Reihen übereinander und bilden eine sich auch in die seitlichen Einbuchtungen der Papille hineinziehende, zusammenhängende Zone, die ungefähr die Mitte der Seitenwand einnimmt.

An einem Vertikalschnitt durch einen Teil der oben beschriebenen, aus zahlreichen Einzelpapillen zusammengesetzten Wallpapille sah ich im Grundgewebe zahlreiche, bis unter das Epithel der Papillenoberfläche eingelagerte Drüsen, deren Ausführungsgänge zum Teil am Fuße einer sekundären runden Papille mündeten.

Das Randorgan (*Papilla foliata*) des Pferdes liegt beiderseits am Rande des Zungenkörpers unmittelbar vor der Einpflanzungsstelle des *Arcus palatoglossus*. Es stellt ein ziemlich stark hervortretendes, ovales Gebilde dar, das lateral durch einen über 1 mm breiten Saum abgegrenzt ist. Die Längsachse verläuft von hinten-oben nach vorn-unten, also vom Zungenrande gegen die Seitenfläche. Bei einem 1 Jahr alten Pferde betrug die Länge 13 mm, die Breite 9 mm, bei einem 1½ Jahr alten Pferde 18 mm bzw. 12 mm und bei einem sehr alten Tiere 22 mm bzw. 15 mm. Das Randorgan des Pferdes ist von verhältnismäßig schmalen Furchen

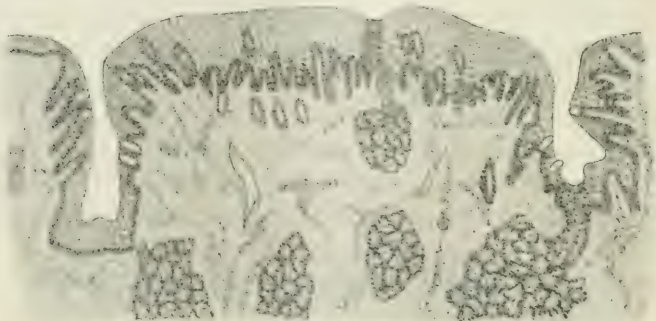


Fig. 7. Schnitt quer durch eine Leiste des Randorgans des Pferdes mit auf der Oberfläche mündender Eiweißdrüse.

durchzogen, die schräg zur Längsachse von hinten-unten nach vorn-oben verlaufen, und zwar in der Regel parallel zueinander; doch können sie auch in Form eines V aufeinander treffen oder durch Querfurchen (*H*) verbunden sein. Ihre Zahl schwankt zwischen 6 und 12. Zwischen 2–6 durchgehenden Furchen liegen kleinere, mehr oder weniger lange, teils medial, teils lateral interponiert. Meistens sind die Furchen am medialen Rande zahlreicher. Zwischen den Furchen liegt eine entsprechende Anzahl Leisten von 3–4 mm Breite und etwa 2 mm Höhe. Auf der Oberfläche derselben findet man nicht selten Mündungen von Drüsenausführungsgängen (Fig. 7), deren ich in einem Falle 12 Stück an einem



Organ zählen konnte. In ihren Wandungen kommen Geschmacksknospen nicht vor.

## 2. Rind.

*Papillae filiformes.* Die fadenförmigen Papillen der Rinderzunge bedecken die ganze Rückenfläche und die vordere Hälfte der Seitenflächen des Zungenkörpers. Hier grenzen sie sich gegen den hinteren glatten Teil der Schleimhaut in einem S-förmig geschweiften Bogen scharf ab. Sie umgreifen die Seitenränder des hinteren Teiles der Zungenspitze, während sie am vorderen Teile am Rande aufhören, ohne also wie beim Pferde auf die Bodenfläche überzutreten. An den Zungenrändern sind die Fadenpapillen dünn und niedrig, nehmen dann aber gegen die Zungenmitte rasch an Höhe und Stärke zu. Ihr mächtigste Entwicklung auf der Zungenspitze zeigen sie auf einem etwa zweimarkstückgroßen Bezirke 3 cm hinter dem vorderen Zungenende. Sie bilden hier in steilerer Stellung als anderwärts kräftige Hornstifte mit einfacher oder zerklüfteter Spitze. Weiter rückwärts werden sie wieder etwas niedriger und nehmen die Gestalt langer schmaler Hornschuppen mit einer oberen und unteren Fläche an. An den Seitenflächen der Zunge bleiben sie dünn, kurz und spitz und scheinen weniger dicht zu stehen. Auf dem Rückenwulst sind die *Papillae filiformes* in einem länglichen Bezirk der Mittellinie mehr oder weniger verschwunden, und die Stelle sieht etwas kahl aus. Die hier sich findenden niedrigen, rundlichen Knospen sind deformierte Pilzpapillen, was sich durch eine vergleichende Untersuchung an Kälber- und Fötenzungen feststellen läßt. Seitwärts von diesem Bezirk finden sich kräftige, gegen den Zungenrand gerichtete Gebilde mit klauenähnlichen Hornfortsätzen, die dann gegen den Zungenrand hin wieder durch hohe, spitze Fadenpapillen ersetzt werden. Auf der gegen die Zungenspitze gerichteten kuppelförmigen Hervorwölbung des Rückenwulstes hinter der Querfurche stehen diese Papillen wirtelförmig. In dem Gebiete zwischen den beiderseitigen Wallpapillen finden wir die Fadenpapillen als lange, spitze, ziemlich dicke, aber weiche Papillen, an welchen höchstens die äußerste Spitze eine Verhornung erkennen läßt; sie verschwinden gegen den Zungengrund hin, und man findet nur noch Spuren, ebenso zwischen den einzelnen Wallpapillen. Bei Kälbern und jungen Rindern ist die Besetzung des Rückenwulstes mit Fadenpapillen eine gleichmäßige, nur sind die Papillen gegen die Zungenmitte sehr kurz und breit aufsitzend.

Die Fadenpapillen stehen in Reihen geordnet, was sich schön an Zungen älterer Föten erkennen läßt. Sie zeigen hier, wie Perlschnüre erscheinend, einen welligen Verlauf der Reihen quer über die Rückenfläche, von den Rändern gegen die Zungenmitte an Stärke zunehmend. Auf dem vorderen Teile der Zungenspitze lassen sich diese Reihen leicht verfolgen, und eine alternierende Stellung der einzelnen Papillen benachbarter Reihen tritt deutlich hervor. Weiter rückwärts stehen sie dichter, vom Rande schieben sich immer neue Reihen dazwischen, und indem die Wellenlinien ineinander übergehen, scheinen sie an manchen Stellen, besonders um die Pilzpapillen herum, Spiral- und Kreistouren zu bilden.

*Papillae fungiformes.* Die Pilzpapillen des Rindes stellen kugelige oder auch etwas abgeplattete, auf einem mehr oder weniger hohen Stiele sitzende Gebilde dar. Man findet sie gewöhnlich in 4 größeren Gruppen, und zwar zu beiden Seiten des Zungenkörpers und der Zungenspitze, vor. Am Zungenkörper sind sie niedrig und sitzen meist in einer grubigen Vertiefung des Schleimhautepithels. Frei von Pilzpapillen erweist sich gewöhnlich ein etwa 3—4 cm breiter Teil der Rückenfläche vor der Quersfurche, eine von da mitten auf der Zunge nach vorn bis zum Zungenende etwa 1 cm breite Straße, die äußerste Zungenspitze selbst und das Gebiet der Hornzähne. Daß es sich dabei jedoch nur um einen erworbenen Zustand handelt, erhellt daraus, daß auch diese Teile der Zungenrückenfläche bei vereinzelter erwachsenen Tieren und bei Föten mit Pilzpapillen in regelmäßiger Weise besetzt sind. An Kälber- und Fötenzungen machte ich zuerst die Beobachtung, daß die Pilzpapillen nicht planlos über die Zungenrückenfläche zerstreut sind, sondern in Reihen geordnet stehen, die beiderseits vom Zungenrande in spitzem Winkel gegen die Mittellinie der Zunge verlaufen. Dieser von den beiderseitigen Papillenreihen gebildete Winkel ist auf dem Zungenteile hinter der Quersfurche, also auf dem Zungenkörper, gegen den Zungengrund, vor der Quersfurche, also auf der Zungenspitze, gegen das freie Zungenende gerichtet. Die einzelnen Papillenreihen einer sagittalen Zungenhälfte laufen parallel, und zwar hinter der Quersfurche demnach vom Rande gegen die Mittellinie nach hinten, vor der Quersfurche vom Rande nach der Mittellinie nach vorn. Die Reihen der Pilzpapillen sind bei älteren Tieren auf dem Zungenkörper nur in ihrem lateralen Teile am Zungenrande gut zu erkennen, bei Föten aber ist auch ihre Fortsetzung bis zur Mitte der Zunge feststellbar. Indem die Papillenreihen gegen das Ende der Zungen-

spitze sich immer näher aneinander lagern, gewissermaßen sich ineinander schieben, finden wir hier die Pilzpapillen am zahlreichsten vor.

Eine Pilzpapille fand sich in stark verminderter, den umstehenden *P. filiformes* entsprechender Größe, aber in einer Form, daß ihre Eigenschaft als fungiformis außer allem Zweifel stand, an der Grenze der Fadenpapillen der Seitenfläche gegen den Mundhöhlenboden; ferner fanden sich an einer Zunge eines Kalbes auf den Seitenflächen rechts 6, links 7 Pilzpapillen in der Größe derjenigen auf der Zungenspitze, aber nicht gestielt, sondern flach aufsitzend.

Die Pilzpapillen sind am größten auf dem Zungenkörper, am kleinsten an der Spitze.

An Zungen von 1—3 Jahre alten Rindern konnte ich mehrfach zwischen den Fadenpapillen der Zungenspitze, hauptsächlich im Randgebiet der starken Hornstifte, Papillen beobachten, welche nach ihrer hohen, spitzen Gestalt für Fadenpapillen zu halten waren. Sie fielen zunächst durch den allen Pilzpapillen und Wallpapillen eigentümlichen elfenbeinähnlichen matten Glanz auf, waren nicht verhornt, sondern weich und standen an Stellen, wo man Pilzpapillen erwarten durfte. Ich vermutete deshalb in ihnen umgestaltete Pilzpapillen, was mich veranlaßte, die Zungen nach solchen oder ähnlichen Papillen abzusuchen. Ich fand solche dann häufiger am Rande des Zungenkörpers, wo sie von einer Rinne im Schleimhautepithel umgeben waren. Ihre Spitze war etwas verhornt, ihre Lage und Anordnung — es waren gleichzeitig 4 solcher Papillen vorhanden — entsprach derjenigen der benachbarten Pilzpapillen. Schließlich fand ich noch an einer Zunge zwischen den Hornstiften der Zungenspitze 2 Papillen, deren obere Hälften ganz den Hornstiften gleichkamen, da sie verhornt in der Längsrichtung gefucht und am oberen Ende breit abgestumpft waren. Die untere Hälfte war nicht verhornt. In der Mitte aber waren beide Papillen ampullenförmig verdickt. Fig. 8 zeigt eine solche Papille bei auffallendem Lichte gezeichnet, Fig. 9 im Vertikalschnitt. An letzterem sind seitliche Einkerbungen des verdickten, mittleren Teiles zu erkennen, die den bei Pilzpapillen vorhandenen grubigen Einsenkungen im Epithel über den Geschmacksknospen entsprechen (vergl. Fig. 10). Die Pilzpapillen auf der Zunge des Rindes können in Bezug auf Größe ganz beträchtlich differieren. An der Zunge eines geburtsreifen Foetus konnte ich ein Herabsteigen der Größe von 1 mm (Fig. 10) durch etwa 5 Stufen bis zu solchen Papillen, die mit bloßem Auge ge-



rade noch als fungiformes erkennbar, und solchen, die erst mit der Lupe herauszufinden waren (Fig. 11), verfolgen. Erwähnt sei auch, daß das an den größeren Pilzpapillen der Wiederkäufer zu beobachtende napfförmige Einsinken der Pilzoberfläche eine postmortale Erscheinung darstellt, die mit dem Erkalten des Organes eintritt.



Fig. 8.

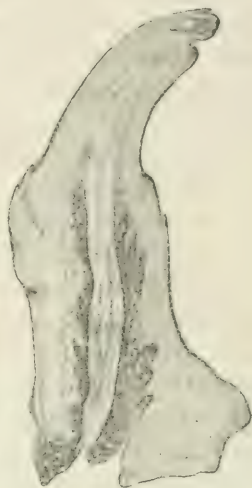


Fig. 9.

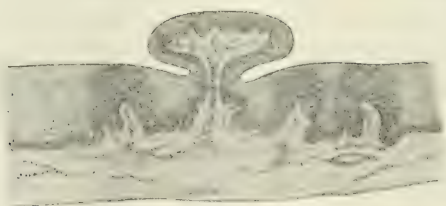


Fig. 10.



Fig. 11.

Fig. 8. Uebergangsform einer Pilzpapille zur Fadenpapille (Rückbildung).

Fig. 9. Vertikalschnitt durch eine solche Papille (Rind).

Fig. 10 und 11. Größenunterschiede bei den Pilzpapillen einer Zunge (Foetus).

Beim erwachsenen Rinde kommen nach Zählungen an 25 Zungen auf der Rückenfläche des Zungenkörpers 2—3, auf der Zungenspitze 3—4 und am freien Ende der Zunge 8—10 Pilzpapillen auf auf 1 qcm. Zu beiden Seiten des Rückenwulstes am Zungenrande zählte ich je 12—17, auf der Zungenspitze 138—160 Pilzpapillen, so daß beim Rinde im ganzen mit etwa 160—200 Papillen zu rechnen ist. An Zungen von Kälbern und Föten stehen 10—12 Pilzpapillenreihen auf der hinteren und 12—15 Reihen auf der vorderen sagittalen Zungenhälfte.

*Papillae vallatae.* Die Wallpapillen des Rindes liegen in zwei Gruppen beiderseits am Rande des Zungenkörpers vor der Einpflanzungsstelle des Arcus palatoglossus in einer Ausdehnung von 4—5 cm beim erwachsenen Tiere, etwa 3,3 cm beim Kalbe, 2,5 cm beim 10 Monate alten, 1,8 cm bei ca.  $5\frac{1}{2}$  Monate alten und 0,5 cm beim 4 Monate alten Foetus; in letzterem Falle als helle Pünktchen gerade erkennbar. Das ganze Papillenfeld zieht sich, vorn am äußersten Zungenrande, mit einzelnen Papillen schon mehr auf der Seitenfläche beginnend, nach hinten medialwärts, kann aber doch als am Zungenrande liegend bezeichnet werden. In Bezug auf die Anordnung der einzelnen Papillen macht man zweierlei Beobachtungen. Im einen Fall erscheinen die Wallpapillen innerhalb der Gruppe ganz unregelmäßig gelagert, im anderen Fall ziehen sie in zwei ziemlich geordneten Reihen, deren Papillen wieder alternierend stehen, am Zungenrande entlang. Diese Verschiedenheit kann an derselben Zunge zur Beobachtung kommen. An Zungen vom Kalb und insbesondere wieder an solchen von Föten läßt sich mit Sicherheit erkennen, daß die Wallpapillen einer Seite sich nicht als eine Doppelreihe ursprünglich anlegen, sondern daß diese Doppelreihe, wie später dargestellt wird, aus 3—5 Reihen hervorgegangen ist, die, hintereinander liegend, parallel zu den Pilzpapillenreihen verlaufen. Die einzelnen Reihen werden vorn von 3—4, rückwärts von 2 Wallpapillen gebildet, und die hinterste Reihe kann nur noch durch eine einzelne, meist ziemlich große Papille angezeigt sein. Hinter dieser Papille gegen den Zungengrund habe ich wiederholt noch 1, 2 und 3 Papillen gefunden, die in der Anlagerung mit den Pilzpapillen übereinstimmten, d. h. in einer nach hinten gegen die Mittellinie der Zunge gerichteten Reihe angeordnet waren. Fig. 12 gibt einen Längsschnitt wieder durch eine solche Papille vom Kalbe. Mit bloßem Auge konnte man sie für eine Papilla fungiformis halten. Der Längsschnitt läßt uns aber vor und besonders hinter der Papille Vertiefungen der Schleimhautoberfläche erkennen,

die ich für Anzeichen eines früheren Walles und Grabens halte, die jetzt aber abgeflacht erscheinen; auch finden sich in der Tiefe der Schleimhaut noch seröse Drüsen. Dieselben sind aber, und das ist charakteristisch für alle an dieser Stelle gefundenen Papillen, durch eine beiderseits scharf begrenzte, äußerst kernreiche und straffe Bindegewebsschicht von der Papille getrennt. An einzelnen Schnitten finden sich oberhalb dieser Schicht noch einzelne geringe Spuren von serösen Drüsen. Eine solche Papille ist am Zungenrand des Rindes hinter den letzten Wallpapillen ziemlich regelmäßig zu finden.

In der Größe der Wallpapillen des Rindes zeigen sich an einer Zunge bedeutende Unterschiede. Im allgemeinen nimmt dieselbe von vorn nach hinten zu, ebenso sind die medial gelagerten

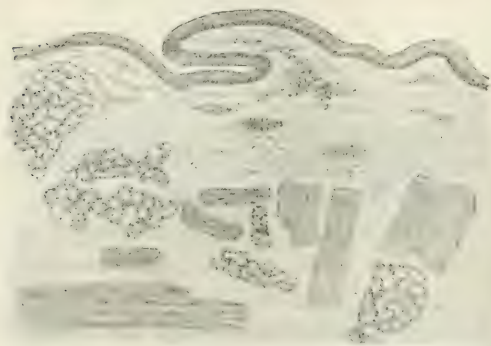


Fig. 12. Schnitt durch eine Papille rückwärts von den Wallpapillen des Rindes.

häufig größer als die lateralen. Die vordersten Papillen stimmen in Größe und Aussehen mit den Pilzpapillen überein, und nicht selten ist dies bei der Mehrzahl derselben der Fall. Ueberschreiten die Wallpapillen diese Größe beträchtlich, dann ist ihre Oberfläche nicht mehr glatt und mehr

oder weniger kugelig abgerundet, sondern sie zeigt narben- oder nabelähnliche Einziehungen. Bei den besonders großen hintersten Papillen findet man auch sekundäre runde Erhebungen, die kranzförmig zu 7—8 Stück um eine zentral gelegene herum liegen. So variiert die Größe der Wallpapillen des Rindes von 1—4 mm Durchmesser, und bei einer Zunge fand sich auf der einen Seite eine länglichrunde Wallpapille von 7 mm Durchmesser, auf der anderen eine solche von 5 mm. Beide lagen medial an der Grenze der vorderen und hinteren Hälfte des betreffenden Papillenfeldes. Ferner fand ich beim Rinde eine Wallpapille, hinterste rechtsseitig, deren Oberfläche, 4 mm Durchmesser groß, in der Mitte von einer 1 mm über die Umgebung hervorragenden, verhornten Fadenpapille eingenommen wurde. Um diese herum, von ihr durch eine deutliche Furche getrennt, lag eine



größere Anzahl unter sich wieder getrennter runder Erhebungen, so daß die Oberfläche des Pilzes gekörnt erschien. Fig. 13 stellt

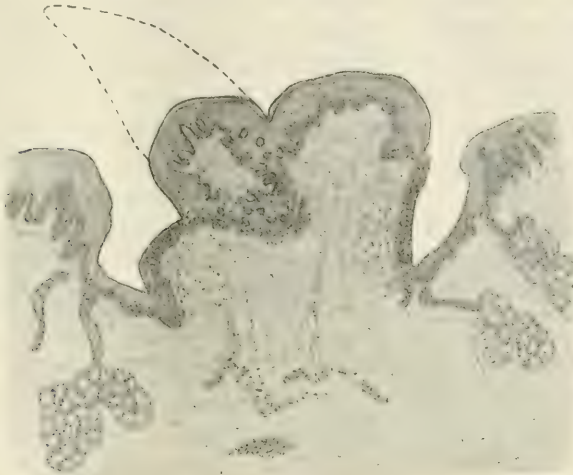


Fig. 13. Schnitt durch eine Wallpapille des Rindes mit zentraler Fadenpapille.

einen Querschnitt durch diese Papille dar; leider ist die zentralständige *P. filiformis*, weil sie sich beim Einbetten umlegte, quer, nicht längs geschnitten. Ihre ungefähre Form und Stellung ist durch Punktierung gekennzeichnet. Im Bereiche der Wallpapillen, und zwar am äußersten Rande der Zunge, beobachtete ich an Stelle von Wallpapillen weiche, hohen Fadenpapillen ähnliche Gebilde mit verhornten Spitzen. Sie waren von einer wall-



Fig. 14. Uebergangsform zu den Wallpapillen (Rind).

ähnlichen Erhebung der Schleimhaut umgeben, ein Graben aber fehlte. Fig. 14 zeigt eine solche Papille im Schnitt. Aus einer

mit Epithelzellen angefüllten Grube der Zungenschleimhaut erhebt sich eine hohe kräftige Bindegewebspapille, beiderseits dicht besetzt mit bis auf die Spitze sich fortsetzenden, immer kleiner werdenden, sekundären Fadenpapillen. Mit dem oberen Drittel ragt sie über die Schleimhautoberfläche hervor, kapuzenförmig überzogen vom Schleimhautepithel und einer Hornscheide. Um diese starke Bindegewebspapille herum steigen noch zahlreiche dünne, fadenförmige Papillen vom Boden der Grube durch die Epithelzellen bis zur Schleimhautoberfläche empor, deren nur durch eine Zellreihe dargestelltes Endstück innerhalb der obersten Epithelschicht einen korkzieherartig gewundenen Verlauf nimmt. Im Bindegewebsstroma der Schleimhaut unter der Papille sind

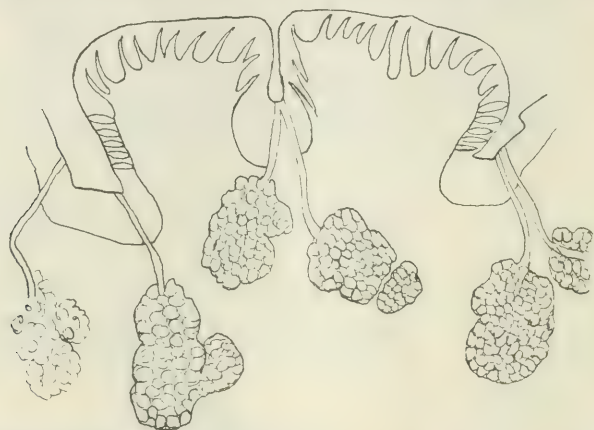


Fig. 15. Wallpapille mit durchgehender Furche im Pilz (Rind).

Eiweißdrüsen spärlich vorhanden, Ausführungsgänge im Bereiche der Papille fehlen. Von Interesse war ferner eine größere Wallpapille aus der Mitte der inneren Papillenreihe. Dieselbe ließ nach dem Einlegen in Farbe eine deutliche, mitten durch die ganze Papillenoberfläche ziehende Furche erkennen, die sich, wie aus Fig. 15 ersichtlich, ziemlich in die Tiefe erstreckt und an ihrem Grunde, wo Ausführungsgänge von Eiweißdrüsen münden, sich buchtig bis zur Breite des äußeren Grabens erweitert. Beim Rind fehlen nicht selten die Pilze der Wallpapillen ganz, und man findet nur von einem Wall umgebene Gruben; an einer Zunge kamen 4 solcher Fehlbildungen auf einer Seite vor.

Wall und Graben einer Papilla vallata des Rindes sind in der Regel gut ausgebildet. Ersterer zeigt häufig eine radiäre Streifung, und neben ihm kann noch ein zweiter schmalerer, hell

erscheinender Wall vorhanden sein. Einseitigen, d. h. die Papille nur teilweise umgreifenden Wall finden wir dort vor, wo die vorderste Papillenreihe auf die Grenze vom Eiweißdrüsenbezirk zu stehen kommt. Der Wallteil liegt stets rückwärts von der Papille gegen den Eiweißdrüsen enthaltenden Teil der Schleimhaut, tritt jedoch nicht immer stark hervor. Deshalb dürften in vielen Fällen diese Papillen für Pilzpapillen, nicht für Wallpapillen angesehen werden. Sie sind eigentlich beides in einer Form, wie an einem Vertikalschnitt durch eine solche Papille (Tafelfig. 16) zu ersehen ist. Auf der einen, vorderen Seite bietet er das Bild einer einfachen Pilzpapille, auf der dem Zungengrund zugekehrten Seite dringt ein Graben in die Tiefe, dessen papillenseitiges Wandepithel mehrere langgestreckte Geschmacksknospen führt. Von den nach dieser Seite sichtbaren serösen Drüsen führen Ausführungsgänge zum Graben. An einzelnen Schnitten sieht man auch noch unmittelbar unter der Papille kleine Eiweißdrüsen.

Das Vorkommen von 3 Papillen innerhalb eines gemeinsamen Walles habe ich in 2 Fällen beobachtet; in einem Fall waren sie hintereinander, im anderen in Form eines Dreiecks gelagert.

Zur Feststellung der Zahl der Wallpapillen auf der Zunge des Rindes habe ich sorgfältige Zählungen an 100 Zungen vorgenommen. Papillen mit einseitigem Wall oder Graben sind als Wallpapillen gezählt, was nach den oben angeführten Feststellungen berechtigt erscheint. Im allgemeinen fand ich, daß die Zahl der Wallpapillen um so größer war, je kleiner die Papillen waren, d. h. je mehr sie an Größe mit den Pilzpapillen übereinstimmten.

Bei den nachfolgenden Zahlenzusammenstellungen gibt die erste Zahl die Anzahl der Papillen der rechten Zungenseite, die zweite die der linken Seite an ( $7 + 9$  oder  $8 + 8$ ). Als kleinste Anzahl der auf einer Seite der Zunge des Rindes vorkommenden Wallpapillen fanden sich 7 Papillen in 2 Fällen, dann 8 Papillen in 12 Fällen und als Gesamtzahl beider Seiten 16 Papillen,  $7 + 9$  in 2 Fällen und  $8 + 8$  in einem Falle. Am häufigsten ist als Anzahl einer Seite die Zahl 11 vertreten, und zwar 41mal, dann die Zahl 12 in 39 Fällen und die Zahl 14 in 35 Fällen. Als höchste Gesamtzahl bei einer Zunge kam vor 36 ( $16 + 20$ ), 37 ( $17 + 20$ ) und 39 ( $17 + 22$ ) in je 1 Fall. Als höchste Differenz in der Anzahl der Wallpapillen beider Seiten einer Zunge wurde die Zahl 5 in einem Falle ( $17 + 22$ ) festgestellt, dann die Zahl 4 bei 4 Zungen ( $12 + 8$ ;  $12 + 16$ ;  $13 + 17$ ;  $16 + 20$ ). Eine gleiche Anzahl ergab sich bei 21 Zungen und zwar je 8 in einem Falle, je 10 in 2 Fällen,



je 11 in 7 Fällen, je 12 in 4 Fällen, je 13 in einem Falle und je 14 in 6 Fällen.

Ein Randorgan findet sich in unvollkommener Ausbildung bei der weitaus größeren Zahl von Zungen des Rindes, und zwar bald einseitig, bald beiderseitig. Es stellt gewöhnlich eine mehr oder weniger tiefe runde Grube dar, die entweder ganz oder nur an der lateralen, unteren Seite von einer wallähnlichen Erhebung der Schleimhaut umgeben ist. Sie liegt an der Seitenfläche des Zungenkörpers an einer dem Randorgane des Schweines analogen Stelle. In den Fällen, wo die Umwandlung der Grube medial fehlt, geht der Boden derselben direkt in die umgebende Schleimhaut über. Am Boden der Grube waren manchmal auch stich- oder strichförmige Vertiefungen mit dazwischenliegenden kleinsten Leistchen zu sehen. Solche Gruben kamen auf einer Zungen-seitenfläche zu zweien und bei einer Zunge sogar zu dreien nebeneinander vor. An einer anderen Zunge waren hinter der runden Grube der einen Seitenfläche noch zwei kleine Grübchen und darüber zwei längliche Furchen zu sehen, was sehr an die Verhältnisse beim Randorgan des Schweines erinnerte. An 100 Zungen fehlte das Randorgan nur in 16 Fällen, während es an 8 Zungen einseitig und an 76 Zungen doppelseitig vorhanden war.

Beim Kalb erstreckt sich ein dreieckiges, manchmal beträchtlich über die Schleimhautoberfläche hervortretendes Drüsenfeld, dessen ca.  $1\frac{1}{2}$  cm breite Basis am Zungenrande seitlich der hinteren Hälfte der Wallpapillen liegt, gegen die das Randorgan

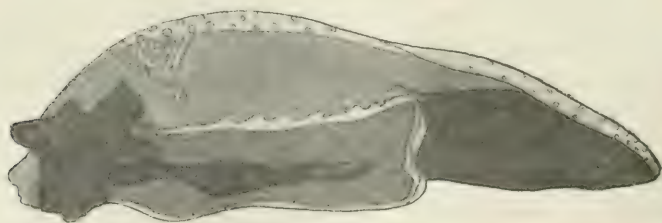


Fig. 17. Rinderfötenzunge mit Randorgan und dazugehörigem Drüsenfeld.

darstellende Grube, welche so die Spitze des 1 cm hohen Dreiecks darstellt (Fig. 17). Die einzelnen Häufchen der Drüsen bilden von hinten und unten nach vorn und oben ziehende Reihen. Beim erwachsenen Tiere kann man an ihrer Stelle nur dünne, gelbe Streifen zwischen den Muskelzügen finden. Fig. 18 gibt einen Vertikalschnitt durch das Randorgan eines Kalbes wieder. Wir

sehen hier den Boden der Grube papillenähnlich hervorgewölbt, zweifellos unter der Einwirkung der massenhaften Rundzellen, mit welchen dieser Teil geradezu vollgepfropft erscheint, so daß ein Oberflächenepithel nicht zu unterscheiden ist. An zwei Stellen sind diese Zellen zu Lymphnoduli verdichtet. In der Tiefe der Schleimhaut zwischen den quer durchschnittenen Muskelbündeln sieht man an einer Stelle Drüsen liegen, welche einen Ausführungsgang nach der Oberfläche senden, der jedoch nicht in der Grube, sondern seitlich derselben frei endigt. Nur in diesem einen Falle konnten Drüsen in der unmittelbaren Nähe des Organs beobachtet werden, dagegen sieht man hier und da an Schnitten lange Ausführungsgänge zwischen den Muskelbündeln emporsteigen, woraus sich ergibt, daß Drüsen in der Tiefe zwischen den Muskelbündeln eingebettet sind. Das Schnittbild durch



Fig. 18.

das Randorgan eines anderen Kalbes läßt neben der Grube in ziemlich gleichen Abständen noch zwei scharf umgrenzte Rundzellenhaufen erkennen, deren Kern von einem Lymphnodulus gebildet wird. Die Rundzellen durchsetzen das Gewebe bis zur Schleimhautoberfläche, in deren unmittelbarer Nähe sie liegen (Fig. 19). Zwischen den beiden Rundzellenkomplexen mündet ein langer Ausführungsgang tiefer liegender Drüsen auf die Schleimhautoberfläche.



Fig. 19.

Fig. 18 und 19. Schnitte durch das Randorgan eines Kalbes.

### 3. Schaf.

*Papillae filiformes.* Die Ausbreitung der fadenförmigen Papillen auf der Zunge des Schafes und deren Abgrenzung an den Seitenflächen stimmt mit den Verhältnissen beim Rinde überein, nur greifen die Papillen beim Schaf am vorderen abgerundeten Zungenende ca. 8 mm breit auf die Bodenfläche über. Die Fadenpapillen des Schafes tragen auf ihrer Oberfläche einen gegen die Zungenspitze nicht ganz geschlossenen Kranz rückwärts gerichteter Hornfortsätze, die nach hinten an Höhe und Stärke zunehmen. Auf dem Rückenwulst der Zunge finden sich dreizackige und runde, knopfförmige Papillen, deren Oberfläche oft der Reibfläche eines Backzahnes ähnelt.

*Papillae fungiformes.* Für die Ausbreitung und den Verlauf der Reihen der Pilzpapillen des Schafes gilt das beim Rind Gesagte. Sie treten aber wie die Fadenpapillen auf die Bodenfläche über und stehen hier so dicht, daß sie sich berühren. An den pigmentierten Zungen des Schafes, an welchen die Pilz- und Wallpapillen, wie schon oben erwähnt, durch ihre schwarzglänzende Oberfläche gut hervortreten, läßt sich leicht konstatieren, daß die auf der Zungenmitte zwischen den beiderseitigen Wallpapillen stehenden Pilzpapillen die mediale Fortsetzung der Wallpapillenreihen bilden.


Die Zahl der Pilzpapillen beträgt auf dem Zungenkörper etwa 50, auf der Rückenfläche der Zungenspitze beiderseits des papillenförmigen mittleren Streifens etwa je 30. Sie sind seitlich des Zungenrückenwulstes um mehr als das Doppelte größer als auf der Zungenspitze. Dort kommen 6—8, hier 9—10 bzw. am Rande der Bodenfläche 18—26 Papillen auf 1 qcm.

Die *Papillae vallatae* liegen auf der Zunge des Schafes an den Rändern des Zungenkörpers, in Reihen geordnet von vorn-lateral, nach hinten-medial ziehend. Sie erstrecken sich in einer Ausdehnung von 3—3½ cm bis auf die vordere Hälfte des Zungenkörpers, teilweise stark lateral über den Rand nach der Seitenfläche übergreifend. Ihr Gebiet ist verhältnismäßig größer als beim Rinde. Sie stehen jederseits in 4—6 Reihen. In ihrer Größe von 1—1½ mm differieren die einzelnen Papillen gegenüber beim Rinde wenig voneinander. Die Größe entspricht derjenigen der benachbarten *Papillae fungiformes*. Zwei von einem gemeinsamen Wall umgebene Papillen finden sich auch beim Schafe vor. Die hinteren Wallpapillen erscheinen seitlich komprimiert, länglich-rund. An der Zunge der Schafes, zumal an einer pigmentierten,



läßt sich beobachten, daß die beiderseitigen hintersten Wallpapillenreihen im Bogen, als wäre die Winkelspitze zwischen die Schenkel des Winkels zurückgedrängt, gegen die Mittellinie der Zunge ziehend, sich vereinigen und so einen hinteren Abschluß der Zungenpapillen bilden. Die nach der Zungenmitte liegenden Wallpapillen dieser hintersten Reihe sind stark deformiert, der Pilz ist sehr in die Länge gezogen, niedrig und der Wall nur teilweise hinter oder seitlich der Papille noch vorhanden.

Die Zahl der Wallpapillen auf der Zunge des Schafes variiert zwischen 30 und 60; am häufigsten sind die Zahlen zwischen 40 und 50.

Der Wall ist gut ausgebildet, bei vielen rings geschlossen, bei der Mehrzahl aber in charakteristischer Weise von der lateralen Seite einer Papille zusammenhängend auf die mediale Seite einer davorliegenden Papille sich fortsetzend, so daß S-förmige Figuren entstehen; vereinzelt finden sich auch schleifenförmige  Bildungen.

Von einem Randorgan ist keine Andeutung zu sehen.

#### 4. Ziege.

Für die Zungenpapillen der Ziege gilt im allgemeinen das, was von denjenigen des Schafes gesagt ist.

Bezüglich der *Papillae filiformes* sei noch erwähnt, daß man sie zahlreich als weiche, also wenig oder gar nicht verhornte Gebilde zwischen den einzelnen Wallpapillen findet, wie es beim Rind und Schaf nicht der Fall ist. Auch ziehen sie sich in kleinen, verkümmerten Formen in einem schmalen Streifen an den Seitenflächen der Zunge rückwärts bis zur Einpflanzungsstelle des *Arcus palatoglossus* hin.

Die *Papillae fungiformes* sind etwas kleiner als beim Schafe. In Bezug auf ihre Dichtigkeit ergibt sich, daß seitlich des Rückenwulstes etwa 7, auf der Zungenrückfläche 20, auf der Bodenfläche der Spitze 30—40 Stück auf 1 qcm kommen. Der vordere Rand der Bodenfläche ist, wie beim Schafe, geradezu besät mit Pilzpapillen.

Die *Papillae vallatae* zeigen beiderseits der Zunge eine Ausdehnung über 4 cm am Rande des Zungenkörpers entlang, also über die Hälfte desselben nach vorn reichend. Sie stehen bei der Ziege beiderseits in 5—6 Reihen, deren hinterste sich in

derselben Weise und mit denselben Formveränderungen im Bogen vereinigen wie beim Schafe. In Bezug auf die Anzahl ergaben sich als Mittel der verschiedenen Zählungen 17 Papillen für jede Seite, also 34 Wallpapillen für die Zunge; die niedrigste Gesamtzahl war 31 (17 + 14), die höchste 38 (18 + 20). Die Zahl der einzelnen



Fig. 20. Wallpapille einer Ziege.

Wallpapillen einer Reihe ist geringer als beim Schafe. Der Wall der Papillen ist gut ausgebildet, aber häufig hinten oder vorn oder nach beiden Richtungen nicht geschlossen. Die S- und }-förmigen Bildungen kommen auch bei der Ziege vor, sind aber nicht für die Wallpapillen dieses Tieres so charakteristisch wie

für diejenigen Schafes. Bei der Oberflächenbetrachtung des Walles unter dem Mikroskope sieht man, daß er oft aus 6—8 Teilen sich zusammensetzt und daß diese nichts anderes darstellen als mehr oder weniger vollkommen verschmolzene Fadenpapillen, wie dies aus Fig. 20 ersichtlich.

Ein Randorgan ist auch bei der Ziege nicht vorhanden.

## 5. Schwein.

*Papillae filiformes*. Die Fadenpapillen bedecken als dünne, verhornte Gebilde, ähnlich wie beim Pferde, die Rückenfläche der Zunge, umgreifen gerade noch die seitlichen Ränder der Zungenspitze und treten an den Seitenflächen des Zungenkörpers im Bereiche der Pilzpapillen auf, lassen jedoch den hintersten Teil um das Randorgan herum frei. Hinter den Wallpapillen, in spitzem, nach hinten gerichtetem Winkel sich scharf abgrenzend, gehen die filiformes der Rückenfläche beim Schweine fast unvermittelt in kräftige unverhornte, fast bis zu 6 mm lange Zotten über, die sich bis zum Kehlkopf fortsetzen. Ihre vordere Grenze fällt zusammen mit derjenigen der Schleimdrüsen des Zungengrundes. An einem Horizontalschnitt durch die Fadenpapillen des Schweines erkennt man, daß sie auch alternierend in Reihen stehen. Die

Papillen der *Propria* sah ich in zwei Formen auftreten. An einem Vertikalschnitt durch Fadenpapillen der Zungenspitze erschienen sie als hohe einfache Papillen, an einem Vertikalschnitt durch Fadenpapillen vom hinteren Zungenrücken eines etwa 3 Jahre alten Mutterschweines dagegen hatten sie eine breite, eichelförmige Gestalt, und ihre Oberfläche war mit zahlreichen hohen, fast bis zum Stratum corneum aufsteigenden sekundären Papillen (Fig. 21) besetzt. Ist das Stratum der Papille durch Epithelzapfen geteilt, so kommt es über ihr zur Bildung entsprechend vieler verhornender Fortsätze. Man findet deshalb hie und da, daß 2 und 3 Fadenpapillen eng beisammenstehen.

*Papillae fungiformes.* Die Pilzpapillen sind auf dem vorderen Drittel der Zunge des Schweines gleichmäßig verteilt, weiter nach hinten setzen sie sich, in zwei Schenkeln gegen die Ränder hinziehend, auf die Seitenflächen fort, wo sie in einem nach unten geschweiften Bogen bis in die unmittelbare Nähe des Randorgans reichen. Ganz vereinzelt findet man solche auch noch auf dem Randorgan selbst. Ein größeres Feld dieser Papillen liegt vor und zwischen den *Papillae vallatae* bis an die zottenförmigen Fadenpapillen hin.

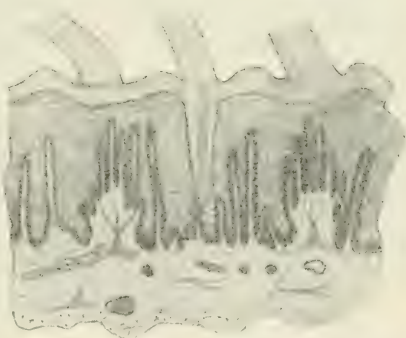


Fig. 21. Fadenpapillen vom Zungenrücken eines Schweines (3 Jahre alt).

Beim Schweine finden sich hie und da um das Frenulum herum zurückgebildete *Papillae fungiformes*, und an der Zunge eines 3 Monate alten Foetus war die ganze Seitenfläche vom Frenulum bis zum Arcus palatoglossus und bis zum Mundhöhlenboden herab mit platten Pilzpapillen besetzt.

Die *Papillae fungiformes* des Schweines sind am größten an den Seitenflächen und erreichen vereinzelt den Durchmesser solcher beim Rinde, sind also hier ums Vielfache größer als auf der Zungenspitze. Gleichgroße finden sich öfters auch entlang der vorderen Grenze der langen Zotten des Zungengrundes. In dem Gebiete zwischen den Wallpapillen sind Pilzpapillen mit spitzem Ende nicht selten.

Auf der Oberfläche der bindegewebigen Grundlage der Pilzpapillen des Schweines erheben sich, wie aus Fig. 22 ersichtlich,



sekundäre Papillen, die von der Mitte nach der Seite der Pilzpapille an Höhe zunehmen. Ein seitlicher Vertikalschnitt durch die Pilzpapille zeigt große Ähnlichkeit mit einem solchen durch die Fadenpapillen in Fig. 21. An gebrühten Schweinezungen läßt sich das Zungenepithel in Platten abheben, dasjenige über den

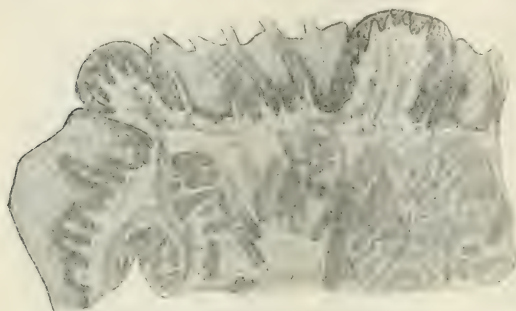


Fig. 22. Pilzpapillen von der Zungenspitze eines Schweines (Rand).

Pilzpapillen in Form kleiner Hütchen. Die sekundären Fortsätze treten dann infolge ihrer beträchtlichen Höhe frei sichtbar zu Tage. Dabei zeigt es sich, daß die knopf- oder keulenförmige Verdickung der Pilzpapillen bedingt ist durch die Zwischenlagerung des Epithels

zwischen die einzelnen Sekundärpapillen, denn nach dem Abheben des Epithels legen sich diese unmittelbar aneinander, und die Pilzpapille zeigt eine gleichmäßige Dicke.

Auf der Zungenspitze und an den Seitenflächen, wo sie zwar größer sind, aber auch dichter stehen, kommen 10—12 Pilzpapillen auf 1 qcm.

*Papillae vallatae.* Wallpapillen sind beim Schwein in der Regel 2 vorhanden. Sie liegen auf dem Zungenkörper etwa  $1\frac{1}{2}$  cm von der Einpflanzungsstelle des Arcus palatoglossus,  $\frac{1}{2}$ —1 cm vom Zungenrand entfernt, mit ihren Längsachsen rückwärts konvergierend. An den vorderen Enden liegen sie etwa 3 cm, an den hinteren etwa 2 cm voneinander entfernt. Ihre Form ist länglich-rund bis rund, öfter auch nach hinten spitz zulaufend. Die Größe schwankt zwischen 6 und 8 mm Länge und 4—5 mm Breite; die kleineren Verhältnisse sind die gewöhnlichen. Die Oberfläche der Wallpapillen ist selten ganz glatt; man findet in der Regel mehr oder weniger deutlich hervortretende, rundliche sekundäre Erhebungen, die in Größe und Aussehen mit den Pilzpapillen übereinstimmen. (Vergl. Fig. 22 und Tafelfig. 23.) Im Vertikalschnitt gleichen sie auch in Bezug auf Zahl, Höhe und Anordnung der von ihrer bindegewebigen Grundlage sich erhebenden sekundären Fortsätze ganz den Pilzpapillen. Diese Prominenzen können vereinzelt oder in größerer Anzahl — bis zu 30 — vorhanden sein, so

daß die ganze Oberfläche der Wallpapille gekörnt erscheint, sie können unregelmäßig zerstreut oder nur in der Mitte der Oberfläche gelagert sein, während die Randpartie derselben glatt erscheint.

An den Wallpapillen des Schweines kommt Teilung des Pilzes mehrfach vor, gewöhnlich sind die Teile ungleich groß. Auch eine Verbindung der Papille, etwa 1 mm breit, mit der umgebenden Schleimhaut habe ich wiederholt beobachtet, ebenso einen einzelnen Fall, wo noch ein zweiter innerer Graben vorhanden war, der aber nicht, wie in dem Falle beim Pferde, ringsum ging, sondern nur einseitig auf der Papille vorhanden und auf der anderen Seite durch eine kleine Grube angedeutet war (Fig. 24).



Fig. 24. Papillae vallatae vom Schwein mit gespaltenem Pilz.

Wall und Graben der Papillae vallatae des Schweines sind in der Regel gut ausgebildet; ersterer tritt namentlich nach hinten, wo er direkt an die langen, weichen *P. filiformes* angrenzt, deutlich hervor.

Beim Schweine fand ich 4 Zungen mit je 3 Wallpapillen. Bei einem Schweine lag die dritte Wallpapille von der Form einer Rosette mit zentral gelegener sekundärer Papille und radiärer Furchung, mit 3 mm Durchmesser, als Papilla centralis rückwärts von den 2 Hauptpapillen im Winkel der vorderen Grenze der zottenförmigen Fadenpapillen des Zungengrundes. Beim Herausschneiden konnte man an dem unter ihr gelegenen dichten Drüsenpolster sofort mit Bestimmtheit sagen, daß es sich in diesem Falle nicht um eine der an dieser Stelle häufig vorkommenden Pseudo-vallata,

d. h. um eine besonders große Pilzpapille handle. Das Drüsenpolster dieser Wallpapille setzte sich ununterbrochen beiderseits in dasjenige der Hauptpapillen fort und das Drüsenfeld der letzteren in das der Randorgane, was gewöhnlich nicht der Fall ist. Tafelfig. 23 stellt einen Durchschnitt durch diese dritte Wallpapille dar. Ihr Charakter als solche wird nicht nur durch das Vorhandensein seröser Drüsen, sondern auch durch die im papillenseitigen Wandepithel des Grabens vorhandenen Geschmacksknospen zweifellos sichergestellt. Beachtenswert sind die zahlreich vorhandenen Lymphnoduli, je 2 beiderseits im Wall und einer im Grundgewebe der Papille. Eigentlich ist es nicht ganz richtig, von einem Wall hier zu sprechen, da ein solcher in der gewohnten, nach außen scharf abgegrenzten Weise nicht vorhanden war. Fig. 25 stellt den zweiten Fall dar. Die dritte Wallpapille, hier mit gut ausgebildetem Wall und mit sekundären Papillen auf der Oberfläche, liegt etwa 2 mm hinter der Hauptpapille in der Längsachse

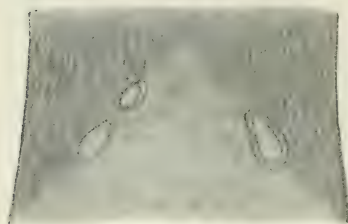


Fig. 25. Papillae vallatae accessoria lateralis beim Schwein.

derselben. Sie fand sich rechtsseitig auf der Zunge eines älteren weiblichen Schweines und hatte eine Länge von  $4\frac{1}{2}$  mm und eine Breite von 3 mm. In den beiden anderen Fällen lag die dritte Wallpapille, 2 mm groß, rund, mit tiefem Graben, aber ohne Wall, etwa 2 mm vor der Hauptpapille, in deren Längsachse nach dem Zungenrande hin, das eine Mal rechtsseitig, das andere Mal linksseitig auf der Zunge. Zur Feststellung, ob es sich nicht um besonders große Pilzpapillen handle, wurde eine derselben mikrotomiert. Bei der Besichtigung wurden nicht nur seröse Drüsen, sondern auch Geschmacksknospen vorgefunden. Es sei bemerkt, daß diese 4 Fälle des Vorhandenseins von 3 Wallpapillen auf der Schweinezunge unter mehreren Hunderten untersuchter Zungen vorkamen, also äußerst selten; beim Pferde z. B. wurden, wie oben angeführt, schon unter 11 Zungen 5 mit mehr als 2 Wallpapillen gefunden. Erwähnenswert erscheint wohl auch, daß an einer Zunge die beiden Wallpapillen in tiefen Gruben saßen und an ihrer Stelle nur je eine schmale schlitzförmige Öffnung, durch die auf der einen Seite gerade noch die Oberfläche der Papille zu sehen war, auf der Zungenschleimhaut vorgefunden wurde.



**Randorgan.** Die Randorgane der Schweinezunge liegen beiderseits vor dem Arcus palatoglossus in der Höhe der Papillae vallatae an den Seitenflächen des Zungenkörpers. Jedes der Organe tritt in die Erscheinung als eine größere oder kleinere Anzahl gleich oder verschieden großer Furchen oder Spalten in der Schleimhaut mit dazwischenliegenden, mehr oder weniger über das Niveau der Schleimhaut hervortretenden Leisten; die Form des Randorgans ist meistens länglich-oval (Fig. 26). Von den Furchen und Leisten zieht sich rück- und aufwärts gegen den Zungenrand ein ungefähr



Fig. 26.

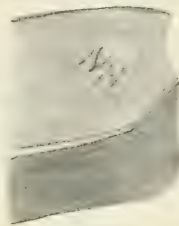


Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.

Fig. 26—29. Randorgan des Schweines mit verschiedenem Furchenverlauf und runden Oeffnungen, zum Teil mit dünner Epitheldecke (normal).

dreieckiges Drüsenfeld, das mit dem Randorgan in seiner hellen Farbe übereinstimmt und mit ihm gewissermaßen ein Ganzes bildet. Die Furchen liegen an der Basis des Dreiecks gewöhnlich parallel nebeneinander in der Richtung von hinten-unten nach vorn-oben, meist 4 mm lang und 2 mm voneinander entfernt. Neben diesen regelmäßigen Verhältnissen kommt es vor, daß 2 Furchen spitzwinklig zusammenstoßen (Fig. 27) und die Leiste ein Dreieck bildet, oder daß, wie in Fig. 28 dargestellt, eine Furche, fast rechtwinklig abbiegend, von vorn nach hinten verläuft, oder, wie in Fig. 29, das

Organ eine ganz unregelmäßige, brettelförmige Gestalt aufweist. Außer den Furchen finden sich nun auf dem hinteren Teile des Drüsenfeldes meist noch kleine runde oder strichförmige Gruben, teils offen und tief, teils oberflächlich. Ihre Anlagerung ist häufig, z. B. auch in Fig. 27, eine solche, daß sie als Teile einer Furche erscheinen. Tafelfig. 30 gibt uns das Bild eines Schnittes durch 3 nebeneinander liegende runde Gruben. Wir sehen hier einen Teil der drüsenhaltigen Schleimhaut durch 3 den Furchen eines Randorgans gleiche Spalten in zwei leistenähnliche Abschnitte geteilt. Letztere sind durch eine Epithelbrücke über die mittlere Spalte hinweg miteinander verbunden. Diese Spalte öffnet sich also nicht auf die Oberfläche, und schon bei Betrachtung der oberflächlichen dunklen Gruben mit bloßem Auge gewinnen wir die Ueberzeugung, daß es sich um mit einer dünnen, etwas eingesunkenen Epithelschicht überdeckte Hohlräume handeln muß. Die linksseitige Spalte ist nach außen ganz offen, und mit ihr scheint eine weitere, noch nicht offene, in Verbindung treten zu wollen. Die rechtsseitige Spalte ist noch größtenteils durch einen Epithelsequester geschlossen, der wohl allmählich durch den Druck des Drüsensekretes hinausgestoßen wird. Sowohl in den offenen wie in den noch geschlossenen Hohlräumen sind zahlreiche Geschmacksknospen in das Wandepithel eingelagert, wie das an verschiedenen Schnittpräparaten festgestellt wurde. Das Auftreten von Geschmacksknospen erfolgt mit dem Vordringen des Drüsensekretes von innen nach außen, jedoch nur dort, wo der Sekretkanal eine gewisse Weite und Fertigstellung erkennen läßt. Tafelfig. 31 zeigt einen Horizontalschnitt durch einen solchen Kanal mit seinen seitlichen Ausstülpungen, den eingelagerten Geschmacksknospen und der umgebenden adenoiden Substanz.

Nachstehende Tabelle gibt den Befund in Bezug auf Größe der Zunge, des Drüsenfeldes, Zahl der Furchen, Länge der Furchen und Breite der Leisten bei 25 untersuchten Schweinen wieder. Die Länge der Zungen ist in Centimetern angegeben, die übrigen Größenverhältnisse in Millimetern, und zwar bezieht sich bei den Angaben über die Ausdehnung des Drüsenfeldes die erste Zahl auf die Breite, die zweite auf die Höhe desselben nach dem Zungenrande zu. Bei der Zahl der Furchen gibt die Zahl vor dem Komma die Anzahl der mindestens 1 mm langen Furchen an, die Zahl hinter dem Komma die Anzahl der gleichzeitig noch vorhandenen offenen oder geschlossenen Gruben.

Lfd. Nr.	Länge der Zunge	Größe des Drüsenfeldes		Zahl der Furchen		Länge der Furchen	Größe Breite der Leisten
		rechts	links	rechts	links		
	cm	mm	mm			mm	mm
1	19	7.6	9.8	3	3,4	1—4	3
2	19,5	10.10	7.10	2,1	2,5	3—4	4
3	20	8.10	9.11	3,5	3,5	3 $\frac{1}{2}$ —4	2
4	20	9.6	11.5	3,7	3,5	2	2
5	20	11.10	9.9	3,3	4,1	2 $\frac{1}{2}$	2
6	20,5	10.10	11.11	2,6	4,5	2	2
7	21	9.10	10.10	3,3	4,2	2—2 $\frac{1}{2}$	2
8	21	8.8	6.9	3	2	1 $\frac{1}{2}$ —3	3
9	21	11.11	7.11	3,3	3,2	3—3 $\frac{1}{2}$	2
10	21	10.10	9.10	4,4	4,4	2—4	2
11	21,5	11.9	12.9	3	3,3	3—5	6
12	21,5	11.11	10.11	2,3	4	2—4	2
13	22	9.12	9.11	3,4	2,5	1 $\frac{1}{2}$ —4	2
14	22	10.6	8.8	3,2	3,4	2—4	2
15	22,5	11.9	10.7	2,1	4	1—3 $\frac{1}{2}$	3
16	22,5	7.12	6.7	3,1	3	1 $\frac{1}{2}$ —3	2
17	22,5	11.8	12.8	3	4,3	2—4	2
18	23	13.10	8.9	2,3	3	2	3
19	23,5	10.8	12.10	1,4	2,2	3	2
20	23,5	8.8	9.9	2,2	3,1	3	2
21	24	10.8	10.10	4	4,2	1 $\frac{1}{2}$ —4	2
22	24	10.10	8.11	3	3,2	4	2
23	24	10.11	10.12	6,1	2,1	2	2
24	24	9.11	10.9	3,2	5	2—5	4
25	24	10.11	10.11	4,5	3,5	2—6	2

Nach vorstehender Tabelle scheint mit der Größe der Zunge auch diejenige des Drüsenfeldes und die Anzahl der Furchen zu wachsen, denn wir finden bei den längsten Zungen die höchsten Zahlen bezüglich der Ausdehnung des Drüsenfeldes und der Anzahl der Furchen.

Zwecks Feststellung der am Randorgane des Schweines vorkommenden höchsten Furchenzahl und des Verhältnisses der Zahl kleinerer Gruben und Spalten zur Zahl der größeren Furchen habe ich noch Zählungen an weiteren 100 Zungen vorgenommen, über deren Resultat folgende Tabelle berichtet:



rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links
0,1	0,7	3	1,2	4,2	2,3	3,3	3,2	3	4,3
1,2	2,2	2,2	3,2	4,2	2,1	3	3	3,3	4
1,2	1,2	2,1	2,1	4	2,4	3,1	5	3	4
1,1	4,1	2,3	2,2	3	2	3,1	3,1	3,5	4
1	2	2,3	2,2	3,1	2,2	3,3	4,4	3	3
1,2	2,2	2,1	2,1	4,2	2,4	3,3	4,1	4,2	3,2
1,3	2,3	2,2	3,1	3,4	2,3	3,4	4,2	4,2	3,4
1,3	2,4	2,1	3	3	2,2	3,1	3,1	4	3
1,4	2,3	2,6	2,3	4	2,3	3,2	4	4	3
1,1	1,3	2,3	2,3	3,3	2,3	3,1	5	4	3,1
1,2	3,2	2,3	4	3,1	2,1	3,5	3,2	4	3,3
1,9	3,1	2,5	4	4	2,1	3,1	3,3	4	4
2,2	1,2	2,1	2	3,2	2	3	3,1	4,1	4,4
2,2	1,2	2,4	4	3	2	3,3	3	4,1	5
2,4	1,5	2,5	5	4,2	2	3,2	4	4,1	4
2,4	1,5	2,3	2,3	3,2	2,2	3,3	4,1	4,1	4,1
2,3	1,6	2,1	3	3,2	2	3,2	5	4,2	4,2
2	1,4	2,3	3,2	3,1	3	3	4	5	4,2
2	1,3	2,2	2,4	3,2	3,1	3,3	4	5	4,2
3,3	1,4	2,2	4	3	3,2	3,2	4	5,1	4

Unter diesen 100 Zungen fand sich also nur eine einzige, bei der die Randorgane ohne gut ausgebildete, mindestens 1 mm lange Furchen waren . . . . . = 1 Proz. der Randorgane.

Die Zahl 1 finden wir in 22 Fällen = 11 " " "  
 " " 2 " " " 58 " = 29 " " "  
 " " 3 " " " 65 " =  $32\frac{1}{2}$  " " "  
 " " 4 " " " 45 " =  $22\frac{1}{2}$  " " "  
 " " 5 " " " 8 " = 4 " " "

Ihrer Häufigkeit nach folgen sich also die Zahlen 3—2—4—1—5—0 als Anzahl größerer Furchen an 1 Randorgan des Schweines, wobei meistens noch kleinere Spalten und Gruben gleichzeitig vorhanden sind. Daß auch einmal 6 Furchen vorkommen können, geht aus der ersten Tabelle (No. 23) hervor. Mit der Zunahme der Zahl größerer Furchen geht eine Abnahme der gleichzeitig vorhandenen kleineren Oeffnungen und Gruben einher:

bei 22 Randorganen mit 1 Furche 1 Organ ohne kleine Oeffnungen  
 1 " mit 9 " "  
 " 58 " " 2 Furchen 9 Organe ohne " "  
 1 Organ mit 6 " "  
 " 65 " " 3 " 18 Organe ohne " "  
 2 " mit 5 " "  
 " 45 " " 4 " 23 " ohne " "  
 2 " mit 4 " "  
 " 8 " " 5 " 7 " ohne " "  
 1 Organ mit 1 " "

Es wurde oben bereits angeführt, daß auf dem Randorgane des Schweines vereinzelt Pilzpapillen vorkommen. Als eine solche, in ganz eigentümlicher Lage und Form, ist wohl auch die Bildung in Fig. 32 anzusehen, welche sich auf dem hinteren Teile des Drüsenfeldes eines Randorganes hinter den Furchen fand. Ein eiförmiges, ziemlich großes Gebilde liegt, rings von einem Epithelzellenring umgeben, der mit einem verhältnismäßig kleinen Teile an die Schleimhautoberfläche tritt, im Grundgewebe der Schleim-

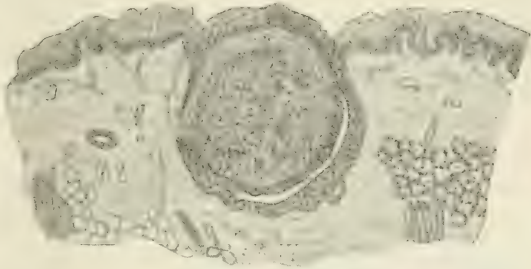


Fig. 32. Eigentümliche Bildung im Randorgan eines Schweines.



Fig. 33. Papillenähnliche Bildung im Randorgan eines Schweines.

ebensowenig Geschmacksknospen. Das Grundgewebe der Papille ist dicht erfüllt von Rundzellen und einem großen und 2 kleineren Lymphnoduli.

Ein papillenähnliches Gebilde stellt auch die kegelförmige, oben abgerundete Erhebung in Fig. 33 dar. Sie fand sich ebenfalls in dem hinter den Furchen gelegenen Teile des Drüsenfeldes eines Randorganes des Schweines. In den rechtsseitigen tieferen Graben mündet eine kleine, unmittelbar daran liegende Eiweißdrüse. Die Bildung ist namentlich von Interesse wegen ihrer Ähnlichkeit,

man kann fast sagen Uebereinstimmung, mit den in den Figg. 18 und 19 wiedergegebenen Abbildungen der rudimentären Randorgane von Kälbern.

### 6. Hund.

*Papillae filiformes.* Die Fadenpapillen bedecken beim Hunde die ganze Rückenfläche der Zunge von der Spitze bis zum Kehlkopf, ohne auf die Boden- oder die Seitenflächen überzutreten. Sie stehen in Reihen bzw. Doppelreihen, die von vorn-lateral nach hinten-medial gegen die Zungenfurche verlaufen und deutlich erkennbar sind. Jede Papille trägt eine Anzahl Hornfortsätze, deren Spitzen gegen den Zungengrund gerichtet sind. Auf der Zungenspitze ist die mehr breite Papillenoberfläche von einem Kranz von 10—12 Hornfortsätzen umstellt, die nach hinten an Länge und Stärke zunehmen. Die 3 hintersten Spitzen sind ziemlich gleich lang und stark. Weiter rückwärts auf der Zunge streckt sich die Papille mehr und mehr; von den 3 hintersten Hornfortsätzen tritt der mittlere durch bedeutendere Länge und Dicke immer mehr in den Vordergrund, die 2 seitlichen bleiben gleich lang und kaum halb so dick wie der mittlere, die nach vorn gelegenen zart bleibenden Hornfortsätze treten immer mehr in den Hintergrund und sind an manchen Papillen ganz verschwunden. Hinter den *Papillae vallatae* im Gebiete der Schleimdrüsen des Zungengrundes wachsen die *filiformes* in lange, ziemlich schlanke, weiche Zotten aus, mit mehr oder weniger weit verhornter Spitze. Daneben kann man noch sehr kleine verhornte Spitzchen finden, oder die Papillenoberfläche zeigt sich rings mit kleinen runden Knöspchen besetzt. Schon in dem Gebiete zwischen den beiden Wallpapillenreihen ist die Tendenz zur Verhornung der Papillenfortsätze beträchtlich zurückgegangen.

*Papillae fungiformes.* Sie sind über die ganze Rückenfläche gleichmäßig verteilt; am vorderen Ende der Zungenspitze ist eine dichtere Stellung nicht zu konstatieren. Wie die Fadenpapillen sind auch die Pilzpapillen hier sehr klein und mit bloßem Auge schwer erkennbar. Gegen den Zungengrund nehmen sie in gleichem Maße wie jene an Höhe und Breite zu und stellen innerhalb des Gebietes der zottenförmigen Fadenpapillen dicke, keulenförmige Gebilde dar. Keulenförmige Pilzpapillen fand ich in annähernd normaler Größe hinter den Wallpapillen sowohl vereinzelt als auch zu dreien in einer vom Rande gegen die Zungenmitte hinziehenden Reihe, also in derselben Anordnung wie die vor den



Wallpapillen stehenden Pilzpapillen, wie aus Fig. 34 zu ersehen ist. In Fig. 35 findet sich eine vereinzelte Pilzpapille hinter den

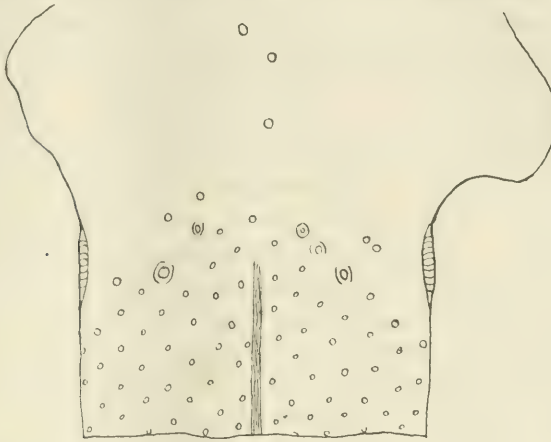


Fig. 34. Rückwärts von den Wallpapillen vorkommende Pilzpapillen beim Hunde.

Wallpapillen der linken Zungenseite; auf der rechten Zungenseite liegen 4 Pilzpapillen, zu einer Gruppe vereinigt, an Stelle einer hinteren, dritten, Wallpapille. Pilzpapillen bilden beiderseits die Fortsetzung der Wallpapillenreihen gegen den Zungenrand.

Die Papillae fungiformes stehen genau in der Reihe der Papillae filiformes, sie bilden einen Teil dieser Reihe an Stelle von filiformes. Sie bilden unter sich selbst Reihen, deren einzelne Pilzpapillen alternierend angeordnet sind. Auf der Zungenspitze stehen sie etwas näher beisammen und bei kleinen Zungen naturgemäß näher als an großen. An einer Zunge von 13 cm Länge kamen ca. 16 Pilzpapillen, an einer solchen von 21 cm Länge 8—10 auf 1 qcm und auf eine Reihe vom Rande bis zum Sulcus 10—12 Pilzpapillen; auf eine sagittale Hälfte entfallen etwa 50 Reihen. Da die Breite einer Hundezunge

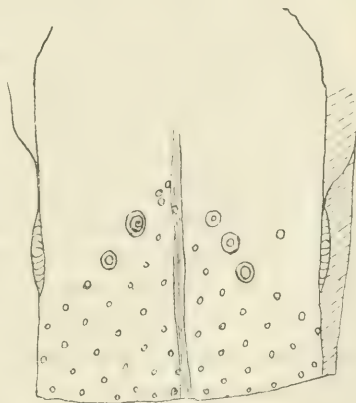


Fig. 35. Eine Gruppe von 4 Pilzpapillen an Stelle einer dritten Wallpapille (Hund).

ziemlich gleich bleibt, so ist die Zahl der Pilzpapillen der 21 cm langen Zunge auf 1000 bis 1200 zu schätzen.

*Papillae vallatae.* Auf der Zunge des Hundes kommen 4—6 Wallpapillen vor. Sie stehen seltener auf beiden Seiten in gleicher Zahl, in den überwiegend meisten Fällen finden sich rechts nur 2, links 3 derselben. Unter 8 Zungen waren 5 mit rechts 2, links 3 Wallpapillen, je 1 Zunge mit beiderseits 2 und 3 Wallpapillen und 1 mit rechts 3 und links 2 Wallpapillen. Waren 3 Wallpapillen auf einer Seite vorhanden, so nahmen sie von vorn gegen den Zungengrund an Größe ab derart, daß die folgende Papille immer etwa um die Hälfte kleiner war als die vorhergehende und die hinterste ungefähr so groß wie eine *Papilla fungiformis*.

Die Wallpapillen liegen auf der Zunge des Hundes in zwei gegen den Zungengrund und den *Sulcus medialis* konvergierenden Reihen direkt an der vorderen Grenze der zottenförmigen Fadenpapillen, ohne jedoch an die Mittellinie der Zunge vollkommen heranzureichen. An einer 21 cm langen Zunge hatte die hintere der 2 rechtsseitigen Wallpapillen einen Durchmesser von nicht ganz 3 mm.

Eine linksseitige vordere Wallpapille von etwa  $2\frac{1}{2}$  mm Durchmesser war durch tiefe, bis ins Niveau des Grabenbodens herabreichende Furchen in drei Teile gespalten, wie dies aus einem Horizontalschnitt durch dieselbe, etwa in der Mitte der Papillenhöhe (Tafelfig. 36), zu ersehen ist. Die beiden kleineren Teile bilden die laterale, der größere Teil die mediale Hälfte der ganzen Papille. Die zahlreichen fächerförmigen Einbuchtungen des Randepithels und die Epithelperlen in dem größeren Teile der lateralen Hälfte lassen erkennen, daß diese drei Teile wieder durch Verschmelzung kleinerer Teile, d. h. durch Verschmelzung einzelner Papillen der Zungenoberfläche, entstanden sind. Geschmacksknospen finden sich im Wandepithel der äußeren wie der einander zugekehrten Papillenseiten. Die tieferen Schnitte zeigen eine Verschmelzung erst der beiden lateralen Teile und unmittelbar über der Einpflanzungsstelle eine solche aller drei Teile in der Art, daß sie nur noch im Mittelpunkt der Papille durch einen Hohlraum getrennt sind. An diesen Schnitten erscheint nun die äußere Umrandung der Papille glatt, während der Wallrand bzw. die äußere Wand des Grabens durch die zahlreich von der Seite einmündenden Drüsenausführungsgänge entsprechende Einbuchtungen aufweist. An den letzten Schnitten unmittelbar unter dem Wallgrabenboden sehen wir zahlreiche verschieden große, quer durchschnitene Drüsenausführungsgänge im Kreise um die Einpflanzungsstelle der Papille gelagert.

Die Oberfläche der Wallpapillen erscheint meist uneben. An einer größeren Wallpapille (Fig. 35, hintere rechts) ließ die Oberflächenbetrachtung zwei Teile unterscheiden. Der vordere Teil hatte das Aussehen zweier dicht aneinander gelagerter Pilzpapillen. Der hintere etwas höhere Teil zeigte ein wurmförmig gekrümmtes Aussehen, seichte Einschnürungen und war heller in der Farbe. Von letzterem Teile ragten an 4 Stellen ganz kleine Spitzchen seitlich ins Lumen des Grabens herein. Auch der Vertikalschnitt durch diese Papille in Tafelfig. 37 läßt auf deren Oberfläche 2 deutliche, verhornte Spitzen erkennen.

Der Wall der Wallpapillen des Hundes zeigt ein verschiedenes Verhalten. Er ist bei kleineren Papillen meist gut ausgebildet und geschlossen oder nur halbkreisförmig hinten oder vorn vorhanden. Bei größeren Papillen sieht man ihn oft nur als 2 wenig gebogene, hinten und vorn nicht zusammenhängende Leisten lateral und medial von der Wallpapille liegend. Es kommen auch 2 und 3 solcher Leisten nebeneinander als Wall vor. Tafelfig. 38 zeigt einen Teil eines solchen dreifachen Walles an der lateralen Seite der Papille Tafelfig. 36. Wo der Wall unterbrochen ist, wird er durch einzelne Fadenpapillen ergänzt. Die Enden der Leisten tragen häufig eine oder 2 kräftige Spitzen, genau wie die benachbarten Papillae filiformes; die Leisten selbst zeigen Einschnürungen.

Randorgan. Die Randorgane liegen in gleicher Höhe mit den umwallten Papillen beiderseits am äußersten Rande des Zungenkörpers in gerader Richtung von hinten nach vorn; ihre Form ist langgestreckt, bohnen- oder spindelförmig. Je nach der Größe der Zunge beträgt die Länge 6—11 mm, die Breite 2—4 mm. Lateral ist das Randorgan durch eine Schleimhautfalte abgegrenzt, medial geht es in die Schleimhaut des Zungenrückens über. Entsprechend der Länge können 4—10 Furchen vorhanden sein. Die Leisten sind mehr oder weniger deutlich als solche ausgebildet und weisen bei großen Zungen eine Breite von nicht ganz 1 mm auf. Die mittleren Leisten sind halbkreisförmig von vorn bzw. hinten gegeneinander gebogen. Ein Fehlen des Randorgans konnte ich nicht konstatieren, ein solches kann vorgetäuscht werden durch schlechte Ausbildung oder das Fehlen der Leisten, an deren Stelle sich dann kräftige, medialwärts gerichtete Papillae filiformes finden. In diesen Fällen sind doch am Orte des Randorgans zahlreiche Eiweißdrüsen, sogar bis unmittelbar unter das Oberflächenepithel eingelagert, deren Ausführungsgänge teils unmittelbar auf die Oberfläche der Schleimhaut, teils in Einbuchtungen derselben münden.



Tiefere Furchen mit Geschmacksknospen kommen dann daneben nur vereinzelt und unregelmäßig vor. — Auch an gut ausgebildeten Randorganen mit regelmäßigen, zur Längsachse des Organs senkrecht stehenden Furchen und Leisten kommen auf letzteren kräftige Spitzen wie an den Fadenpapillen zur Beobachtung.

### 7. Katze.

*Papillae filiformes.* Die fadenförmigen Papillen bedecken bei der Katze die Rückenfläche der Zunge, greifen am vorderen Ende derselben auf die Bodenfläche über und ziehen sich von hier in immer breiter werdender Ausdehnung bis zum Frenulum hin. Bis 8 mm rückwärts von der Spitze und 2—3 mm breit an den Seitenrändern der vorderen Zungenhälfte sind die Fadenpapillen äußerst niedrig, so daß die Oberfläche kahl erscheint. Nach hinten nehmen sie auf der Rückenfläche rasch an Größe zu und bilden einen



Fig. 39. Hornzahn einer Katze.

1,5—2 cm langen Bezirk hoher, kräftiger Hornzähne. Ein solcher ca.  $2\frac{1}{2}$  cm langer Hornzahn legt sich, zwischen zwei Fadenpapillen der folgenden Reihe hindurchgreifend, auf die Papille der übernächsten Reihe auf. Fig. 39 stellt einen solchen Hornzahn der Katzenzunge dar (Vergrößerung: Oku-

lar 1, Objektiv 2); auf seiner unteren Seite ist er rinnenförmig vertieft. Die Hornzähne bilden sich durch erhöhtes Wachstum des hintersten, mittleren Fortsatzes jeder Papille des betreffenden Bezirkes. Rückwärts auf der Zunge gehen sie in niedrigere und schwächere Fortsätze über. Hier bilden die Fadenpapillen wie beim Hunde von vorn-lateral nach hinten-medial verlaufende Doppelreihen. Auf dem Zungengrunde werden sie zu langen weichen Zotten.

*Papillae fungiformes.* Die Pilzpapillen bedecken die Rückenfläche der Zunge mit Ausnahme des Gebietes der Hornzähne. Besonders dicht stehen sie auf dem mittleren Teile des Zungengrundes von den Hornzähnen bis zu den hintersten Wallpapillen. Auf diesem 20 mm langen und 8 mm breiten Zungenteil waren ca. 60 Pilzpapillen zu zählen, zwei und drei derselben sieht man hier dicht aneinander stehen. In der Nähe der Randorgane sind sie oft auffallend breit, ihre Oberfläche erscheint unter dem Mikroskope leicht facettiert. Auch zwischen den Fadenpapillen am

Rande der Bodenfläche finden sich kleine, runde ganz flache Pilzpapillen und vereinzelt vor dem Frenulum. An einer Zunge waren hier auch mehrere solche Papillen von einem Rande zum anderen stehend mit bloßem Auge zu erkennen (Tafelfig. 40). Der vordere scharfe Rand der Zungenspitze ist mit überragenden Papillae fungiformes besetzt und erscheint dadurch nicht glatt. Auch bei der Katze stehen die Pilzpapillen im Verlaufe der Reihen der Fadenpapillen und an deren Stelle.

*Papillae vallatae*. Sie liegen auf dem hinteren Teile der Zunge in zwei nach hinten konvergierenden Reihen, die gewöhnlich nicht an die Mittellinie der Zunge heranreichen. Die vordersten Wallpapillen liegen 8—10 mm, die hintersten 4—5 mm voneinander. Ihre Form ist länglich-rund, soweit sie keine Verschmelzung mit Fadenpapillen aufweisen. Die Oberfläche der größeren Wallpapillen erscheint unter dem Mikroskope deutlich gefeldert.

Bemerkenswert war die Anlagerung von 5 Wallpapillen auf einer Zunge (Fig. 41). Rechterseits liegen zwei größere Papillen

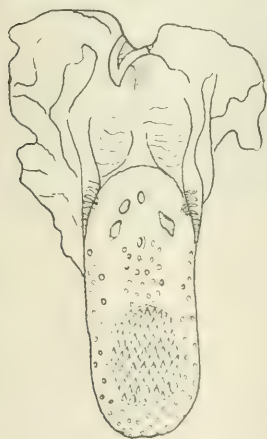


Fig. 41.

Fig. 41. Anlagerung von 5 Wallpapillen auf einer Zunge der Katze.

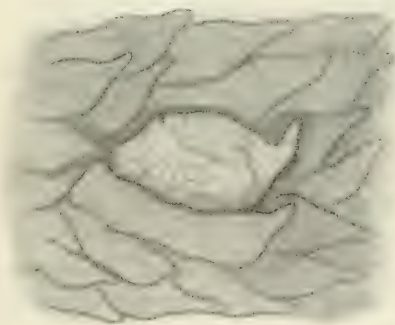


Fig. 42.

Fig. 42. Oberflächenbild einer Wallpapille der Katze, III. Ordnung.

in gewohnter Weise hintereinander, linkerseits war nur eine, aber besonders große Papille vorhanden. Die zwei weiteren Wallpapillen liegen in der Mittellinie der Zunge, die vordere zwischen den beiderseitigen großen Papillen, etwas nach vorn gerückt, die hintere seitlich und rückwärts von der hintersten der beiden rechtsseitigen Papillen. Bei der Oberflächenbetrachtung unter dem Mikroskope ließen alle diese Wallpapillen, mit Ausnahme der vorderen

mittleren, Verschmelzungen mit Fadenpapillen erkennen, und zwar die beiden vorderen großen Wallpapillen an beiden Enden, die zwei anderen nur am hinteren Ende, wie dies Fig. 42 als Oberflächenbild der hintersten kleinen Papille zeigt. Diese und die vordere mittlere Papille hatten auf einer Seite einen Wall, auf der anderen wurde dieser durch starke Fadenpapillen ersetzt; letzteres war bei den anderen Wallpapillen ringsum der Fall. Auch bei der Katze sind im allgemeinen die hintersten Wallpapillen die kleinsten. In Bezug auf ihre Anzahl habe ich, abgesehen von dem oben beschriebenen Falle von 5 Wallpapillen in besonderer Anlagerung, gefunden bei 6 weiteren Zungen:

rechts	links		zusammen
3	4	=	7
2	2	=	4
2	3	=	5
3	3	=	6
2	2	=	4
3	3	=	6

Auch bei der Katze findet sich die größere Anzahl Wallpapillen auf einer Zunge häufiger linksseitig als rechtsseitig.

**Randorgan.** Das Vorkommen eines Randorganes an der Zunge der Katze ist unregelmäßig; es kann ganz fehlen, einseitig oder beiderseitig vorhanden sein. An 7 Zungen fand ich mit der Lupe in 4 Fällen ein Randorgan, und zwar 2mal einseitig und 2mal doppelseitig. Bei mikroskopischen Schnittuntersuchungen dürfte wohl ein noch häufigeres Vorkommen zu konstatieren sein, da bei der Katze schon in nicht sehr tiefen Furchen Geschmacksknospen angetroffen werden, die in charakteristischer Weise meistens von einer die Basis der Geschmacksknospen gabelförmig umgreifenden Bindegewbspapille der Schleimhaut getragen werden (Fig. 46). An den weniger gut ausgebildeten oberflächlicheren und breiten Furchen liegen die Geschmacksknospen mehr zu einer Gruppe vereinigt.

Was die Lage des Organs anbetrifft, so wird dieselbe gekennzeichnet durch die langen kräftigen, vereinzelt zweilappigen Fadenpapillen, welche beiderseits am Rande der Zunge unmittelbar vor dem Arcus palatoglossus zu 8—12 in einer Reihe hintereinander stehen. Sie sind nicht verhornt und liegen mit ihren Enden auf dem lateral an sie angrenzenden etwas erhabenen, 7—10 mm langen, hinten an der Basis 4 mm breiten dreieckigen Felde auf, welches bei Betrachtung der Zunge einer Katze durch seine hellere Farbe sofort auffällt. In der Mitte der genannten Papillenreihe stehen die längsten und kräftigsten Papillen, von denen nun zwei oder



drei mit ihrer Basis eine, bzw. zwei, mehr oder weniger tief in die Schleimhaut eindringende Furchen umschließen, die das Randorgan der Katze darstellen. An einer Zunge, auf der alle Geschmacksknospen führenden Papillen gut entwickelt waren, fand ich auch die Randorgane beiderseits in besonders guter, leicht erkennbarer Weise ausgebildet. Fig. 43 gibt ein Oberflächenbild des rechtsseitigen, Fig. 44 des linksseitigen Randorgans und Tafelfig. 45 einen Querschnitt (etwas schräg von vorn-innen nach hinten-außen) durch das letztere wieder. Am rechtsseitigen Randorgane sehen wir die zwei Furchen von kräftigen Leisten, ähnlich denjenigen am Randorgane des Hundes, eingeschlossen; doch ist zu beachten, daß diese Leisten hier durch der Schleimhaut auflagernde Gebilde



Fig. 43.

Fig. 44.

Fig. 43 u. 44. Oberflächenbild zweier Randorgane der Katze, mit je 2 Furchen.

dargestellt werden, an die sich dann erst in der Tiefe derjenige Teil der Leiste anschließt, welcher der Leiste z. B. am Randorgane des Schweines entspricht. Diese Gebilde entsprechen dem Wall der Wallpapillen. Das tritt namentlich an dem linksseitigen Randorgan (Fig. 44) klar hervor, dessen Oberflächenbild eine auffallende Aehnlichkeit mit einer Wallpapille aufweist, indem ein einer Pilzpapille ähnliches Gebilde, anscheinend gestielt, von Erhebungen der Schleimhaut umgeben ist, welche mit dem Wall der Wallpapillen des Hundes und der Katze (vergl. Fig. 42) nach Form und Aussehen übereinstimmen. Eine zweite solche leistenförmige Erhebung liegt parallel neben der ersten rechtsseitigen und schließt mit dieser eine zweite Furche ein, was besonders an dem Querschnitt (Tafelfig. 45) deutlich zu sehen ist. Zahlreiche Geschmacksknospen sind im

Wandepithel beider Furchen vorhanden. An der Schnittserie läßt sich feststellen, daß deren 10—12 jederseits übereinander liegen. In einzelnen Schnitten finden sie sich auch an der Oberfläche der von den beiden Furchen gebildeten Leiste (Fig. 46). Als „rudimentär“ oder „verkümmert“ (GMELIN) möchte ich, wenigstens im vorliegenden Falle, das Organ nicht bezeichnen. Die Ausführungsgänge der zugehörigen Geschmacksdrüsen münden am Boden der Furchen. In die hintere furchenähnliche Einbuchtung der Schleimhautoberfläche (Tafelfig. 45 links) münden keine Geschmacksdrüsen, wohl aber Schleimdrüsen.



Fig. 46. Geschmacksknospen auf der Oberfläche der Leiste im Randorgane der Katze (No. 44).

Das Vorhandensein von Lymphnoduli innerhalb der randständigen langen Fadenpapillen konnte ich nicht beobachten.

Das schon erwähnte, mit der Spitze nach vorn gerichtete dreieckige Feld seitlich des Randorgans hat als Grundlage ein lockeres fibrilläres Bindegewebe, in welches zahlreiche Schleimdrüsen eingelagert sind. Außerdem sind hier auffallend lange, anscheinend das Organ in seiner ganzen Länge durchziehende, bald sehr breite, bald enge Lymphräume vorhanden, die nach vorn über der Drüsen-schicht liegen.

### Zusammenfassung und Schlußfolgerungen.

Nach den vorstehenden Untersuchungsergebnissen bedecken die Papillae filiformes bei allen untersuchten Tierarten die ganze Zungenrückenfläche. Auf den Seitenflächen der Zunge findet man sie beim Pferd, Rind, Schaf, bei der Ziege und beim Schwein, beim Pferd und Schwein jedoch nur im Bereiche der

hier vorhandenen Pilzpapillen und in verkümmelter Form. Auf die Bodenfläche der Zungenspitze greifen sie über beim Pferd und Schaf, bei der Ziege und Katze. Bei einem  $\frac{3}{4}$  Jahr alten Pferde war die ganze Bodenfläche der Zunge mit fadenförmigen Papillen (Fig. 1) dicht besetzt, so daß sie das gleiche sammetähnliche Aussehen hatte wie die Rückenfläche der Zungenspitze. Diese Fadenpapillen hatten jedoch statt einer geschlossenen Hornscheide einen Besatz von länglichen, blattähnlich aufsitzenden verhornten Zellen. Die Papillae filiformes der Zungenrückenfläche gehen beim Schwein in scharfer Abgrenzung, beim Hund und der Katze mehr allmählich in lange, weiche, zottenförmige Papillen lateral und hinter den Wahlpapillen über und bedecken in dieser Form den Zungengrund bis zum Kehlkopf. MÜNCH (16) sagt: „Die wahren Zungenpapillen, Papillae vallatae, fungiformes, filiformes und foliatae liegen ausschließlich im Bereich des Tuberculum impar. Auf der Zungenbasis befinden sich keine eigentlichen Papillen, sondern nur Schleimhautwucherungen.“ Demgegenüber konnte ich speziell beim Hunde den allmählichen Uebergang der verhornenden Papillen in die zottenförmigen weichen Papillen unter dem Mikroskope feststellen, indem die letzteren noch sekundäre Knospen und Spitzen erkennen lassen, welche als die Ueberreste der neben dem Hauptfortsatze auf der Papille noch vorhandenen kleineren Fortsätze zu betrachten sind. Sie sind bei dem erhöhten Wachstum der Papille bzw. des Hauptfortsatzes in diesem aufgegangen. Dieses erhöhte Wachstum und das Unterbleiben der Bildung einer Hornscheide ist auf den Einfluß der hier in die Schleimhaut reichlich eingelagerten Schleimdrüsen zurückzuführen. Wie die mikroskopische Untersuchung beim Schwein ergab, fällt die scharfe Grenze dieser unverhornten Papillen genau zusammen mit der vorderen Grenze der Schleimdrüsen. Allein nicht nur diese, auch die serösen Drüsen bewirken bei den Fadenpapillen das Verschwinden der Tendenz zur Verhornung, ein Umstand, der für die Bildung der Wallpapillen von großer Bedeutung ist. Mit der Hornscheide entbehren die Fadenpapillen des Zungengrundes auch eines wesentlichen Schutzes gegen mechanische Einflüsse, sie gehen infolgedessen bei manchen Tieren, so beim Pferd und den Wiederkäuern, unter. Die Art des Futters dürfte dabei von erster Bedeutung sein.

Die sekundären Fortsätze der Fadenpapillen stehen bei Pferd, Schaf, Ziege, Hund und Katze in einem nach vorn nicht ganz geschlossenen Kreise auf der Oberfläche der Papillen, beim Schwein



bedecken sie dieselbe gleichmäßig. An Stelle des einfachen Hornfortsatzes beim erwachsenen Rinde findet sich beim Foetus ebenfalls ein Kranz von Fortsätzen, der auch beim Kalbe noch zu sehen ist. Jedoch sind hier die hinteren mittleren drei Fortsätze bedeutend größer geworden als die übrigen und unter sich zu einem einfachen Hornzahn verschmolzen, in welchem schließlich alle, auch die vorderen, Fortsätze aufgehen. Längs- und Horizontalschnitte durch Fadenpapillen eines älteren Rinderfoetus liefern Bilder, welche in jeder Beziehung mit denjenigen übereinstimmen, wie sie POULTON (19) für die *Papilla coronata* der Zunge von *Parames nasuta* zeichnet.

Die *Papillae filiformes* bedeckten also ursprünglich die ganze Zungenoberfläche, nicht nur die Rückenfläche, sondern auch die Seiten- und Bodenfläche, außerdem den Zungengrund bis zum Kehlkopf.

Im Gebiete und unter dem Einfluß der Schleim- und Eiweißdrüsen verloren oder beschränkten die *Papillae filiformes* ihre Tendenz zur Bildung einer Hornscheide, sie blieben weich, nahmen aber an Größe zu. Dementsprechend finden sie sich auf dem Zungengrunde mancher Tiere (Schwein, Hund Katze) zu langen und dicken, zottenförmigen Papillen verändert. Bei anderen Tieren (Pferd, Rind, Schaf, Ziege) gingen sie hier mehr oder weniger vollständig unter, weil sie mit der Hornscheide ihre Schutzhülle gegen äußere, mechanische Einwirkungen verloren hatten. Die Art des Futters dürfte hierbei von erster Bedeutung sein.

Die *Papillae filiformes* des Pferdes, Rindes, Schafes, der Ziege, des Hundes und der Katze haben als Grundform eine *Pap. coronata*, d. h. eine zusammengesetzte Papille mit kranz- bzw. hufeisenförmiger Anordnung sekundärer Papillen. Beim Schwein kommt auf dem Zungenkörper eine zusammengesetzte (*fasciculata*), auf der Zungenspitze eine einfache Fadenpapille vor.

Die *Papillae fungiformes* bedecken den Zungenrücken beim Pferd, bei den Wiederkäuern und beim Schwein gruppenweise, beim Hund sind sie gleichmäßig verteilt und beim Rind und bei der Katze fehlen sie speziell auch im Gebiete der Hornzähne der

Zungenspitze. Beim Rind finden sich nicht selten Zungen, bei denen die die Pilzgruppen trennenden pilzfreien Stellen der Zungenrückenfläche vereinzelt Pilzpapillen oder auch eine gleichmäßige Besetzung mit solchen aufweisen. An den Seitenflächen kommen Pilzpapillen vor beim Schwein, und auch beim Rinde habe ich ganz vereinzelt derselben hier gefunden. Auf die Bodenfläche der Zungenspitze greifen die Pilzpapillen im selben Umfange wie die Fadenpapillen beim Pferd, Schaf, bei der Ziege und der Katze über. Außerdem fand ich mitten auf der Bodenfläche vor dem Frenulum Pilzpapillen, jedoch nur in stark verkümmelter Entwicklung, beim Pferd, Schwein und der Katze. Während GMELIN an keiner der ihm zu Gebote stehenden Zungen Pilzpapillen rückwärts von den Papillae vallatae auffinden konnte, gelang mir dies beim Pferd und Hund. Sie sind hier bedeutend größer als auf dem vorderen Teile der Zunge, und die Umfangsvermehrung ist um so beträchtlicher, je mehr die Papillen in das Gebiet der Schleimdrüsen hineinrücken, wie sich aus einem



Fig. 48. Schnitt durch eine Pilzpapille rückwärts von den Wallpapillen (Hund).

Vergleich der Schnittbilder Tafelfig. 47 und Fig. 48 ergibt, indem Tafelfig. 47 einen Vertikalschnitt durch die Pilzpapille in Fig. 34 darstellt, welche unmittelbar hinter der hintersten rechtsseitigen (im Bilde linksseitigen) Wallpapille liegt, Fig. 48 dagegen einen solchen durch die zu hinterst auf dem Zungengrund gelegene Pilzpapille.

Die Papillae fungiformes stehen in Reihen geordnet und die einzelnen Papillen der einen Reihe alternierend zu denen der benachbarten Reihen. Die Reihen jeder sagittalen Zungenhälfte laufen bei den Fleischfressern, Hund und Katze, auf der ganzen Zungenrückenfläche parallel zueinander vom Zungenrande schräg nach hinten bis zur Mittellinie der Zunge und bilden somit mit der entsprechenden Reihe der anderen Sagittalhälfte einen mit der

Spitze gegen den Zungengrund gerichteten Winkel. Beim Pferd und den Wiederkäuern, also bei jenen der untersuchten Tierarten, bei welchen sich der wulstförmig hervortretende Zungenkörper von der Zungenspitze durch eine Querfurche in der Zungenrückenfläche scharf abgrenzt, laufen die Pilzpapillenreihen einer sagittalen Zungenhälfte hinter der Querfurche vom Rande nach hinten gegen die Zungenmitte, die Reihen vor der Querfurche dagegen

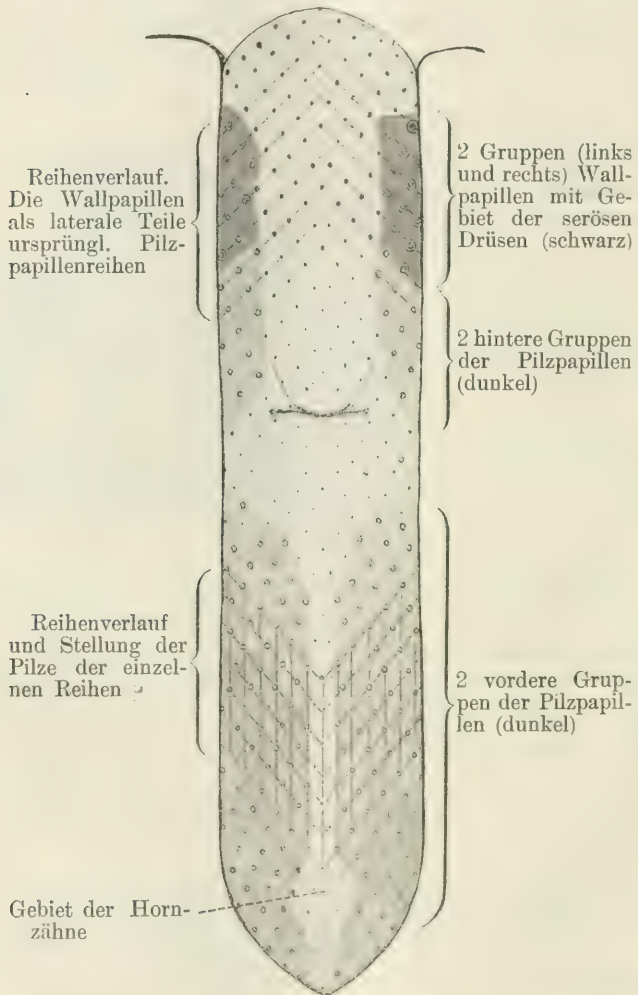


Fig. 49. Schema der ursprünglichen Besetzung der Rinderzunge mit Geschmackspapillen. (•) Wallpapillen (schwarz), (•) Pilzpapillen (dunkel), (•) untergegangene, zu Fadenpapillen zurückgebildete Pilzpapillen (hell).



vom Rande nach vorn gegen die Zungenmitte. Die beiderseitigen Reihen bilden also auf dem Zungenkörper einen mit der Spitze nach hinten gerichteten, auf der Zungenspitze einen mit der Spitze nach vorn gerichteten Winkel (Fig. 49). In der Nähe des Zungenendes (Spitze) schieben sich die Papillenreihen näher an- und ineinander, wodurch die dichte Besetzung der äußersten Zungenspitze mit Pilzpapillen bei den betreffenden Tieren bedingt ist. Diese Anordnung zeigt sich natürlich heute vielfach gestört infolge der Formveränderungen, welche die Zunge durch Anpassung an veränderte Verhältnisse erfahren haben dürfte.

Beim Schwein konnte ich eine Richtungsänderung im Verlaufe der Pilzpapillenreihen nicht mit Bestimmtheit feststellen.

Die Pilzpapillen der Seiten- und Bodenfläche bilden die unmittelbare Fortsetzung der Pilzreihen der Zungenrückenfläche.

Je höher die umgebenden Fadenpapillen sind, um so höher und kräftiger sind auch die Pilzpapillen, die möglichst an die freie Oberfläche zu kommen suchen. So fand ich in einer Schleimhautfurche an der Seitenfläche einer Pferdezung e eine Pilzpapille, neben anderen stark entwickelten, in der Länge von 3 mm, während unmittelbar daneben auf dem Rande der Furche stehende klein und dünn geblieben waren. Die Pilzpapillen bedürfen demnach eines Schutzes gegen äußere Einwirkungen, um sich gut zu entwickeln und zu erhalten. Wo dieser fehlt, sehen wir sie mehr und mehr in das Epithel der Schleimhaut einsinken, und wo sie Insulten ausgesetzt sind durch Reibung, Druck u. s. w., gehen sie unter. Sie fehlen deshalb bei vielen Tieren auf der Mitte der Zungenrückenfläche (Futterstraße), in größerem Umfange besonders im mittleren Teile der Zunge an der Stelle, wo das Futter bald rechts, bald links zwischen die Backzähne geschoben und der Bissen zum Abschlucken geformt wird. Auf dem hinteren Teile der Zunge wird ihre Widerstandsfähigkeit noch geschwächt durch die Einwirkung der Schleimdrüsen, die sich an ihnen in derselben Weise bemerkbar macht wie an den Fadenpapillen. Schließlich wäre als weitere Ursache für die Rückbildung und den Untergang von Pilzpapillen noch die vorherrschende Geschmackstätigkeit der Wallpapillen und Randorgane zu erwähnen. Demgegenüber finden sich an den Seitenflächen der Zungen beim Pferd und Schwein außerhalb des Bereiches der mechanischen Einwirkung des Futters und des seitlichen Druckes sehr stark entwickelte Pilzpapillen, die jene der Zungenrückenfläche an Größe weit übertreffen. Da an Zungen von Rinder- und Schweineföten nachweisbar ist, daß an

den von Pilzpapillen freien Stellen ursprünglich Pilzpapillen gestanden haben, was auch aus dem sporadischen Auftreten solcher an den betreffenden Stellen hervorgeht, da ferner an solchen Zungen und denen vom Hund und der Katze zu ersehen ist, daß die Pilzpapillen nicht zwischen den Reihen der Fadenpapillen, sondern in den Reihen, d. h. an Stelle einer Fadenpapille stehen, somit einen Teil der Papillenreihen darstellen, so möchte man annehmen, daß dort, wo die Pilzpapillen fehlen, eine Lückenhaftigkeit, eine Unterbrechung in den Papillenreihen zu beobachten sein müßte. Das ist jedoch nicht der Fall. Soweit an solchen Stellen nicht noch verkümmerte Pilzpapillen (Fig. 11) mit der Lupe oder unter dem Mikroskope nachweisbar sind, finden wir deren Platz durch Fadenpapillen ausgefüllt. Das ist aber nur



Fig. 50. Rückbildungsform der Pilzpapille beim Rind.

möglich bei der Voraussetzung, daß die Fadenpapillen und Pilzpapillen einen gemeinsamen Ursprung haben, daß die Pilzpapillen nur eine weiterentwickelte Form der Fadenpapillen darstellen und sich unter Umständen wieder zu solchen zurückbilden können. Für die Richtigkeit dieser Voraussetzung spricht nun das Vorkommen von Rückbildungsformen, wie sie in den Figg. 8 und 9 dargestellt sind, denen ich eine weitere in Fig. 50 beifüge.

Diese Formen fanden sich beide beim Rind an der Grenze pilzpapillenfrier Teile der Zungenrückfläche. Auch der Umstand, daß sich am Rande des Zungenkörpers beim Rind und zwischen den Wallpapillen des Schweines Pilzpapillen finden, die statt einer keulenförmigen Papille eine solche mit scharfer, verhornter Spitze aufweisen, sowie ein Vergleich der Fadenpapillen des Schweines in Fig. 21 mit dessen Pilzpapillen in Fig. 22 drängen die Ansicht auf, daß beide Papillenarten verwandte Gebilde sind. Nach gelegentlichen Beobachtungen an Schnittpräparaten durch Zungen von Föten des Rindes, die ich jedoch durch weitere spezielle Untersuchungen über die ontogenetische Entwicklung der Zungenpapillen einer Nachprüfung unterstellen werde, scheint die Differenzierung zur Pilzpapille in einem bestimmten, durch Bildung

knospenförmiger Epithelzellenanhäufungen gekennzeichneten Entwicklungsstadium einzutreten, indem bei bestimmten, durch ihre Lage bevorzugten Papillen die Bindegewebspapillen frühzeitig in die genannten Epithelzellenknospen hineinbrechen, durch sie ihren Weg nach der Schleimhautoberfläche nehmen und hier sich ausbreiten. Da diese Bindegewebspapillen Träger der Blutgefäße und der nervösen Elemente, d. h. der Endfasern des Geschmacksnerven sind, verhindern sie durch ihren frühzeitigen Eintritt in die Zellanhäufungen die Verhornung, wie sie bei den anderen zu Fadenzapfen sich ausbildenden zu beobachten ist. Indem sich dann zwischen die sekundären Fortsätze der über die Oberfläche hervorragenden Bindegewebspapillen stärkere Epithelzapfen einschieben und hier Geschmacksknospen sich einlagern, nehmen diese Papillen eine mehr oder weniger ausgebreitete knopf- oder keulenförmige Gestalt an (vergl. Fig. 10 und 11).

Die Resultate meiner Untersuchungen über die Papillae fungiformes fasse ich in folgenden Sätzen zusammen:

Die Papillae fungiformes stehen mit alternierender Anordnung in Reihen, die vom Zungenrande schräg nach hinten gegen die Mittellinie der Zunge verlaufen. Die beiderseitigen Reihen bilden einen gegen den Zungengrund gerichteten spitzen Winkel. Bei den Tieren, bei welchen der Zungenkörper mehr oder weniger stark wulstförmig hervortritt und durch eine Querfurche gegen die Zungenspitze abgegrenzt ist, tritt ein Wechsel im Verlauf der Papillenreihen ein derart, daß vor der Querfurche die Spitze des von den beiderseitigen Reihen gebildeten Winkels gegen die Zungenspitze gerichtet ist.

Die Papillae fungiformes finden sich auf der Rücken- und Seitenfläche, sowie am Rande der Bodenfläche der Zunge und vereinzelt und in verkümmertem Zustande auch in der Mitte derselben. Papillae fungiformes kommen auch rückwärts von den Papillae vallatae vor.

Die Papillae fungiformes sind aus Papillae filiformes hervorgegangen, indem Endfasern des Geschmacksnerven mit bestimmten, durch ihre Lage bevorzugten Papillae filiformes in Verbindung traten.



Die Papillae fungiformes können sich wieder zu Papillae filiformes zurückbilden.

Die Papillae filiformes und fungiformes bedeckten ursprünglich auch denjenigen Teil der Zungenoberfläche, der heute als Unter- oder Bodenfläche bezeichnet wird.

Die Bodenfläche dürfte aus Seitenflächen durch allmähliche Abschnürung des zwischenliegenden Gewebes hervorgegangen sein.

Nachdem ich nachgewiesen habe, daß aus den mechanisch wirkenden Papillae filiformes die Papillae fungiformes, welche die einfachste Form der dem Geschmackssinne dienenden Zungenpapillen darstellen, hervorgegangen sind, werden nun weiterhin die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser mit den höheren Geschmackspapillen, Papillae vallatae und foliatae (Randorgane), d. h. der Geschmackspapillen unter sich, noch zu untersuchen sein. Ehe ich jedoch meine eigenen Befunde und Schlußfolgerungen zusammenfassend wiedergebe, sollen die Ansichten der verschiedenen Autoren über diesen Punkt hier eingeschaltet werden.

J. C. MAYER (15) läßt die Papillae vallatae in Papillae fungiformes übergehen. Er sagt: „Man sieht deutlich, sowohl bei den Menschen als besonders auch bei den Säugetieren, den allmählichen Uebergang der Papillae vallatae zu den Papillae fungiformes, indem der umgebende Wall allmählich wegfällt und der eingeschlossene Pilz kleiner wird. — Die sogenannten Papillae vallatae sind nicht von den Papillis fungiformibus verschieden, sondern mit ihnen gleichartig, oder jene bestehen bloß aus Anhäufungen von diesen und verdienen mehr den Namen Papillae agminatae.“

v. WYSS (21) äußert sich im selben Sinne: „Zwischen den Papillae fungiformes und vallatae finden sich zahlreiche Uebergangsformen. Oft ist der Wall nicht vollständig, welcher die Papillen umgibt. Diese selbst sind schwächtiger als die eigentlichen vallatae. Daneben finden sich breitere ohne Wall.“

Die Papilla foliata geht nach ihm durch seitliche Abplattung aus der Papilla vallata hervor. „Die Analogie dieses Organs mit den Papillae vallatae wird am einleuchtendsten, wenn man sich die kreisförmigen Papillen samt ihrem dazugehörigen Graben abgeplattet denkt.“

E. B. POULTON (19) kommt nach seinen Befunden an der Zunge von *Ornithorhynchus* gerade zur umgekehrten Ansicht, daß nämlich die Papilla vallata durch Kürzerwerden der Geschmacks-

kämme, wie solche die *Papilla foliata* durch seitliche Aneinanderlagerung bilden, entstehe.

C. BRÜCHER (5) läßt auf Grund seiner Befunde an der Zunge von *Ilystrix cristata* die *Papilla vallata* aus der *Papilla fungiformis* entstehen durch Einsinken der letzteren in das Zungenepithel. Auch die *Papilla foliata* geht nach ihm aus der *Papilla fungiformis* hervor, da er an der Stelle, wo die *foliata* zu suchen ist, bei *Cervus axis* eine *fungiformis* fand. Er sagt: „Die eigentliche Geschmackspapille ist die *Pap. fungiformis*, und aus dieser haben sich mit der Zeit die beiden anderen Geschmackspapillen, *Pap. circumvallata* und *Pap. foliata* durch Einsinken in das Epithel erst herausgebildet.“ — „Die *Papilla fungiformis* ist die Grundform der Geschmackspapillen. Die *Papilla vallata* entwickelt sich aus der *Papilla fungiformis*. Die *Papilla foliata* entwickelt sich aus der *Papilla fungiformis*.“

R. BOULART und A. PILLIET (4) halten, wie v. WYSS, die *Papillae foliatae* für seitlich abgeplattete umwallte Papillen.

TUCKERMAN (20) meint bezüglich der Entwicklung der *Papilla vallata* aus der *Papilla fungiformis*: „Einige Papillen mögen so entstanden sein, andere, und das ist sicherlich die Mehrzahl, haben gewiß einen anderen Ursprung.“ In Bezug auf die Entstehung des Randorgans stimmt er mit POULTON überein, indem er dasselbe aus Drüsenausführungsgängen hervorgehen läßt.

GMELIN (9) sagt hinsichtlich des Ueberganges der *Papilla fungiformis* in die *Papilla vallata*: „Vor allem fehlen ihr (*Pap. fung.*) die serösen Drüsen. Diese sind ein wesentlicher Bestandteil der *Pap. vallatae*, wie v. EBNER nachgewiesen hat, und man könnte erwarten, daß die *Pap. fungiformes*, zumal wenn sie in nächster Nachbarschaft der umwallten Wärzchen stehen, als ein Zeichen der Verwandtschaft mit diesen gleichfalls mit serösen Drüsen ausgestattet wären.“ „Eine Verschmelzung beider Papillenformen wäre leichter denkbar, wenn der Standort der einen oder anderen Papille einmal sich ändern würde in der Art, daß eine *Papilla vallata* innerhalb des Bezirks der *Papillae fungiformes* zu stehen käme, oder wenn die *Pap. fungiformes* auch rückwärts von den umwallten Wärzchen angetroffen würden. Dieses ist aber, wie weiter unten gezeigt werden soll, an keiner der mir zu Gebote stehenden Zungen der Fall. In Anbetracht dieser Tatsachen muß also wohl die Ansicht eines allmählichen Uebergangs der niederen Form in die höhere, der *Pap. fungiformis* in die *vallata* fallen gelassen werden. Vielmehr ist zu sagen, daß die *Pap. vallata* in

ihrer Bildung von der fungiformis unabhängig ist und ein Organ eigenen Ursprungs darstellt.“

Von der Papilla foliata sagt er: „Wir müssen vielmehr als die beiden Komponenten des Organs die Furchen der Schleimhaut und die in sie mündenden Drüsen auffassen.“

Schließlich kommt GMELIN zu dem Resultat: „Die Papilla vallata ist nicht aus der Papilla fungiformis hervorgegangen, ebensowenig die Papilla foliata aus der Papilla vallata. Die beiden letzten Organe sind in ihrer Entstehung unabhängig voneinander; Uebergangsformen werden zwischen beiden nicht beobachtet, vielmehr hat jede ihren bestimmten Standort.“

HÖNIGSCHMIED (12) hat beim Eber Uebergangsformen der Papillae fungiformes zu den Papillae vallatae beobachtet. Er schreibt: „Man findet hier zuweilen einzelne schwammförmige Wärzchen, welche gar nicht über die Oberfläche der Zunge hervorragen, allseits von einem Wall umgeben. Dieselben unterscheiden sich von den Pap. vallatis nicht nur durch ihren Bau, nämlich das Verhalten der Epithelbekleidung zum bindegewebigen Stroma, sondern auch durch den Umstand, daß am Seitenabhange Geschmacksknospen vollständig fehlen.“

CSOKOR (6) sagt von den Papillae fungiformes: „Nach rückwärts nehmen sie an Größe zu und gehen, so bei den Wiederkäuern, allmählich in die umwallten Papillen über.“

Auch RENAUT (18) hält die Papillae vallatae für nichts anderes als kolossale Papillae fungiformes, welche von einer Ringfalte der Zungenschleimhaut umgeben werden.

OPPEL (17) neigt ebenfalls der Ansicht zu, „daß die Wallpapillen weitergebildete Pilzpapillen sind, welche ihre hohe Entwicklung besonders dadurch dokumentieren, daß sie die Geschmacksdrüsen aus sich hervorgehen lassen“. Und in Bezug auf Uebergangsformen von den Papillae fungiformes zu den Papillae vallatae sagt er: „Als solche könnte ich nur anerkennen mit den ersten Anlagen der Geschmacksdrüsen versehene Papillen, nicht etwa besonders große Papillen.“

Ueber die Entstehung des Randorgans äußert sich OPPEL folgendermaßen: „Auch daß die Entstehung des Randorgans (Papilla foliata) so vor sich gehen sollte, daß in den Wänden einer Reihe von seitlichen Drüsenausgängen Knospen aufgetreten wären, wie POULTON will (auch TUCKERMAN und GMELIN stimmen ihm zu), ist mir durchaus unwahrscheinlich. Es könnten ja nur zweierlei Drüsen gewesen sein, aus denen die Papillae foliatae



nach POULTONS Ansicht hervorgegangen wären, nämlich Schleimdrüsen oder seröse Drüsen. Schleimdrüsen münden aber nirgends zu den Geschmackspapillen, und daß die serösen Drüsen nicht Geschmackspapillen bilden, sondern im Gegenteil in Abhängigkeit von letzteren entstehen, beweist die Art ihrer Entwicklung; auch gibt es zwar Geschmacksknospen ohne Geschmacksdrüsen, nicht aber Geschmacksdrüsen ohne Geschmacksknospen.“

Kurz zusammengefaßt, sehen wir also über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Geschmackspapillen folgende Anschauungen vertreten:

Die Papillae vallatae gehen über in die Papillae fungiformes (J. C. MAYER).

Die Papilla vallata geht aus der Papilla fungiformis hervor (v. WYSS, CSOKOR, BRÜCHER, RENAUT, OPPEL).

Die Papilla vallata geht nicht aus der Papilla fungiformis hervor (GMELIN, TUCKERMAN bezüglich der Mehrzahl der Wallpapillen).

Die Papilla foliata geht aus der Papilla vallata hervor (v. WYSS, BOULART et PILLIET, OPPEL).

Die Papilla foliata geht aus der Papilla fungiformis hervor (BRÜCHER).

Die Papilla foliata geht nicht aus der Papilla vallata hervor (POULTON, TUCKERMAN, GMELIN).

Ich gehe nun weiter in der zusammenfassenden Wiederholung meiner Untersuchungsbefunde an Wallpapillen und Randorganen.

Die Papillae vallatae haben ihren Standort auf einem eng begrenzten Teile der Zungenrückenfläche, unmittelbar vor dem Zungenrunde und der Einpflanzungsstelle des Arcus palatoglossus. Sie liegen hier in ihrer Gesamtheit symmetrisch auf beiden sagittalen Zungenhälften als größere oder kleinere Papillen, umgeben von einem Graben, der nach außen von einer mehr oder weniger deutlichen ringförmigen Erhöhung der Schleimhaut begrenzt wird, die man als Wall bezeichnet. Dieser ist am besten ausgebildet bei den Wiederkäuern, dann bei den Fleischfressern und Schweinen, am schlechtesten bei Pferden.

Beim Rind kommen nicht selten an Stelle einzelner Wallpapillen mit Wall umgebene Gruben ohne Pilz vor; in einem Falle sah ich 4 derselben auf der hinteren Hälfte eines Papillenfeldes.

Beim Pferd und Schwein finden sich in der Regel 2 größere Wallpapillen von ovaler Gestalt und so gelagert zueinander, daß ihre Längsachsen in ihrer Fortsetzung gegen den Zungengrund in

spitzem Winkel' zusammenlaufen. Das Vorkommen einer dritten Wallpapille sowohl beim Pferd als beim Schwein wird von einer Anzahl Autoren angegeben, von anderen in Abrede gestellt. In allen Fällen handelt es sich dabei um eine *Papilla centralis* (nach MÜNCHS Schema), d. h. um eine Papille, die im Schnittpunkte der verlängert gedachten Längsachsen der Hauptpapillen liegt. Ueber deren Vorkommen sagt MÜNCH (16): „Bei den *Perissodactyla* können wir also als Grundtypus diejenige Form hinstellen, die durch ein Papillenpaar dargestellt wird, indem wir hinzufügen, daß in dieser Ordnung bis jetzt das Vorkommen einer anderen Anordnung überhaupt nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist.“ Und bezüglich einer dritten *Papilla vallata* beim Schwein führt er aus: „Eine dritte *Papilla vallata* habe ich nie gesehen. Wohl findet sich vor dem Scheitel der winkligen Grenze oft eine Papille, die bald mehr, bald minder groß sein kann und hie und da beim ersten Anblick für eine *Papilla vallata* imponieren dürfte. Dem ist jedoch nicht so, und immer gehört diese Papille, sofern sie überhaupt vorhanden ist, zu der Ordnung der *Papillae fungiformes*. In einem Falle, in dem dieselbe fast so groß war als die *vallatae* und infolge dieser Größe mit einer solchen hätte verwechselt werden können, habe ich sie mikrotomiert. Auf dem Schnitt zeigte sie die Umrisse einer großen *Papilla fungiformis* mit enger Implantationsbasis; auch ließen sich keinerlei seröse Drüsen in ihrer Umgebung nachweisen, so daß über ihre Natur als *fungiformis* kein Zweifel bestehen kann.“

Große, eine Wallpapille vortäuschende Pilzpapillen, die man als *Pseudo-vallatae* bezeichnen könnte, kommen an Stelle einer *Papilla vallata centralis* sowohl beim Pferd als auch beim Schwein vor. Bei letzterem habe ich deren auch 2 hintereinander liegend gefunden, so daß sie mit den 2 Wallpapillen eine Y-Form bildeten. Ebenso kommen deren öfter, besonders beim Schwein, auf der Grenze der Fadenpapillen und der großen zottenförmigen Papillen in dem nach hinten sich erstreckenden Winkel vor. Aber auch echte Wallpapillen mit Drüsen und Geschmacksknospen finden sich hier, häufiger beim Pferd, sehr selten beim Schwein. In den Figg. 3, 4, 5, 6 (Pferd), Tafelfig. 23 und Fig. 25 (Schwein) habe ich dieselben in ihrer natürlichen Lage und Größe dargestellt, die *Papilla vallata centralis* des Schweines (Tafelfig. 23) in einem Vertikalschnitt zwecks Widerlegung der oben angeführten Angabe MÜNCHS (16). Er hat 94 Zungen untersucht, ich habe deren mehrere 100 im Verlaufe eines Jahres beobachtet, bis ich eine veritable *Papilla*

vallata centralis mit Drüsen und Geschmacksknospen auffand. Ich fand, daß, wo es sich um eine echte Papilla vallata handelte, beim Herausschneiden der Papille mit bloßem Auge schon ein zugehöriges Eiweißdrüsenlager zu erkennen war. Nur in einem Falle blieb bei einer Papilla vallata centralis des Pferdes die mikroskopische Untersuchung hierzu notwendig. Fig. 51 zeigt einen Schnitt durch dieselbe. Wir sehen einen weiten, durch Einbuchtung der Schleimhautoberfläche entstandenen Graben um die Papille, in welchen die Drüsenausführungsgänge münden. Zur Bildung eines tieferen sekundären Grabenteiles ist es nicht gekommen, und es finden sich dementsprechend erst hier sich einlagernde Geschmacksknospen



Fig. 51. Schnitt durch eine Papilla vallata centralis vom Pferd.

nicht vor. Allein MÜNCH sagt selbst: „Mikroskopisch ist der Charakter einer Papilla vallata durch den Nachweis, daß seröse Drüsen an der Basis der Papillen münden, nach den gewöhnlichen Anschauungen sichergestellt“, und die Ansicht OPPELS (17), daß es zwar Geschmacksknospen ohne Geschmacksdrüsen, nicht aber Geschmacksdrüsen ohne Geschmacksknospen gebe, kann ich nach meinen mehrfachen Beobachtungen, namentlich am Randorgan des Hundes, nicht als zutreffend bezeichnen. Wenn nun die fragliche Papille auch kaum wohl für die Betätigung einer Geschmacksübermittlung in Frage kommen kann, so muß sie doch ihrem Habitus nach als Wallpapille anerkannt werden. Es ist eine unvollkommen entwickelte Papilla vallata centralis.



Während bei den aufgefundenen lateralen accessorischen Wallpapillen in den Figg. 4, 5, 6, 25 das Drüsenlager stets mit dem der gleichseitigen Hauptpapille zusammenhing, lag das der Papilla vallata centralis des Pferdes isoliert; dasjenige der Papilla vallata centralis des Schweines ging in die Drüsenlager der beiden Hauptpapillen über, die ihrerseits wieder sich direkt in die Drüsenlager der Randorgane fortsetzten, sodaß sich eine zusammenhängende, mit spitzem Winkel nach hinten zur zentralen Wallpapille vor-

springende (—./\—) Eiweißdrüsenzzone quer über die Zunge von einem Randorgane zum andern erstreckte.

Dieses Verhalten der Eiweißdrüsen in Bezug auf ihre Lagerung und Ausdehnung halte ich für den ursprünglichen Zustand bei allen Tieren und erblicke einen weiteren Beweis hierfür in dem jetzt noch konstaterbaren unmittelbaren Uebergang der beiderseitigen letzten Wallpapillenreihen beim Schaf und der Ziege ineinander, wie dies unten näher beschrieben wird.

In der Art ihrer Anlagerung folgen die Wallpapillen, sobald mehrere derselben auf einer sagittalen Zungenhälfte vorhanden sind, derjenigen der Pilzpapillen, d. h. sie liegen in Reihen geordnet, die beiderseits vom Zungenrande rückwärts gegen die Mittellinie der Zunge verlaufen und somit ebenfalls einen mit der Spitze gegen den Zungengrund gerichteten Winkel bilden. Dies gilt auch für die Wiederkäuer, und zwar kommen beim Rind, wie dies an Kälber- und Fötenzungen schön zu sehen ist, 3—4, beim Schaf und der Ziege 5—6 Reihen in Betracht, jedoch nur mit den lateral gelegenen Papillen derselben. Die vorderste Reihe kann auf die Grenze des eiweißdrüsenhaltigen und drüsenfreien Zungenteils zu liegen kommen, und man findet in diesem Falle Papillen, die nur auf der dem drüsenhaltigen Gebiet zugewendeten Seite einen Graben und Wall aufweisen (Tafelfig. 16). An Zungen von Schafen und Ziegen, namentlich an pigmentierten, ist noch ein Zusammenhang der beiderseitigen hintersten Wallpapillenreihen durch das Vorhandensein verkümmerter, langgestreckter Wallpapillen, bei denen bald mehr der Pilz, bald mehr der Wall erhalten ist, zu konstatieren. Jedoch stoßen die Reihen nicht im spitzen Winkel zusammen, sondern im Bogen, als ob die Winkelspitze zwischen die beiden Schenkel zurückgedrängt worden wäre. Während die Wallpapillen des Rindes, weniger die des Schafes und der Ziege, nach rückwärts an Größe zunehmen, ist dies beim Hund und der Katze umgekehrt der Fall, sie werden immer kleiner, d. h., wenn

3 Papillen auf einer Seite vorhanden sind, ist die hinterste die kleinste und hat fast immer die ungefähre Größe der Pilzpapillen. Bei diesen Tieren finden wir auch, daß in gleichen Abständen der Wallpapillen gegen den Zungenrand hin Pilzpapillen die unmittelbare Fortsetzung der Wallpapillen bilden, und in einem Falle fanden sich auch medialwärts an Stelle der hintersten, dritten, linksseitigen Wallpapille rechterseits 4 zu einer Gruppe vereinigte Pilzpapillen. Hier bildeten also die 2 Wallpapillen die Mittelglieder einer vom Rande bis zur Mitte der Zunge von vorn nach hinten verlaufenden Reihe von Geschmackspapillen, die sich aus Pilzpapillen, Wallpapillen und wieder Pilzpapillen zusammensetzte (Fig. 35). Oben habe ich bereits erwähnt, daß ich rückwärts von den Wallpapillen Pilzpapillen auffinden konnte, und daß in einem Fall 3 dieser Pilzpapillen auf der Zunge des Hundes eine den Wallpapillen parallele Reihe bildeten. Die etwa 4 mm hinter der hintersten Wallpapille gelegene Pilzpapille habe ich in Schnitte zerlegt und in Tafelfig. 47 ein Schnittbild derselben wiedergegeben. Wir sehen an demselben, daß sich an der Basis der Papille die Zungenoberfläche breitbuchtig vertieft hat und in diese Bucht Ausführungsgänge darunter liegender Eiweißdrüsen münden. Geschmacksknospen sind hier keine vorhanden, wohl aber noch im Epithel der Pilzpapille, so daß deren Eigenschaft als solche nicht zweifelhaft erscheinen kann.

Wenn wir nun die Oberfläche der Wallpapillen betrachten, so finden wir in den weitaus selteneren Fällen dieselbe glatt, vielmehr sind strahlige Furchen, narbenähnliche Einziehungen, Spaltung oder Zerklüftung, letzteres namentlich beim Pferd, zu beobachten. Durch tiefe Furchen in zwei und mehr Teile getrennte Papillen findet man bei allen hier untersuchten Tierarten mit Ausnahme der Schafe und Ziegen. Bei den Wiederkäuern kommen nicht selten Zusammenlagerungen von 2 und 3 Wallpapillen innerhalb eines gemeinsamen Walles vor, und mit ihnen ist wohl die Wallpapille des Hundes in Tafelfig. 36 auf gleiche Stufe zu stellen. Beim Schweine und den Fleischfressern finden sich auf den Wallpapillen nicht selten noch sekundäre Erhebungen, und in einem Falle sah ich eine solche auf einer Wallpapille des Rindes in Form einer hohen Papilla filiformis (Fig. 13). Auch bei der Wallpapille vom Hund in Tafelfig. 37 handelt es sich bei der aufsitzenden sekundären Papille mit den beiden verhornten Spitzen um eine Fadenpapille, wie auch in Fig. 42 die Vereinigung einer solchen mit der Wallpapille der Katze zweifellos zu erkennen ist. Dagegen haben wir in den sekundären Papillen auf den Wallpapillen

der Schweine, wie ein Vergleich der Fig. 22 mit Tafelfig. 23 (Papilla vallata centralis) mit Sicherheit feststellen läßt, Pilzpapillen vor uns.

Wenn wir uns nun die Vielgestaltigkeit der Papilla vallata, wie sie nicht nur an Zungen der verschiedenen Tiergattungen, sondern bei ein und derselben Art, ja selbst an einem einzelnen Tiere nachweisbar ist, in den Figg. 13, 14, 15, Tafelfig. 16, Fig. 20, Tafelfig. 23, 36, 37, Figg. 42, 51 und 52, welch letztere eine Wall-



Fig. 52. Wallpapille von einem Rind (Ochs).

papille von einem Ochsen darstellt, vor Augen führen, so müssen wir zu der Auffassung kommen, daß wir in den Wallpapillen keine einheitlich entstandenen Gebilde zu erblicken haben, sondern solche, die teils aus einzelnen, teils aus durch Verschmelzung mehrerer, bald gleichartiger, bald un-

gleichartiger präexistierender Papillen hervorgegangenen Gebilden bestehen. Demgemäß sind drei Ordnungen dieser Papillenart zu unterscheiden:

Die I. Ordnung der Wallpapillen, die ursprünglichste Form, wird dargestellt durch eine von Wall und Graben umgebene einfache Papille, hervorgegangen aus einer Papilla fungiformis. Auf der Oberfläche sind weder Furchen, noch Gruben, noch sekundäre Erhebungen zu sehen, in Größe und Aussehen stimmen sie ganz oder annähernd mit den Pilzpapillen der betreffenden Zunge überein. Sie finden sich hauptsächlich bei den Wiederkäuern, und dürften hierher fast alle Wallpapillen vom Schaf und der Ziege zu rechnen sein, vom Rind dagegen nur die vordersten und mehr lateral gelegenen (Fig. 20 und Fig. 52 und zum Vergleiche die Pilzpapille in Fig. 10).

Bei den Fleischfressern dürften nur die zu hinterst liegenden dritten Wallpapillen einer Zungenseite und beim Pferd und Schwein



nur accessorische Bildungen als zu dieser Ordnung gehörig in Betracht kommen.

In Hinsicht auf Papillenformen, wie die in Fig. 14 wiedergegebene, erscheint es nicht absolut ausgeschlossen, zumal bei Berücksichtigung der Einwirkung der Drüsen auf die Papillen, daß auch einmal eine *Papilla filiformis* in eine einfache *Papilla vallata* übergeführt wird. Ich halte dies namentlich bei den Fleischfressern für möglich.

Die II. Ordnung der Wallpapillen wird dargestellt durch eine von Wall und Graben umgebene Papille, deren größerer Pilz hervorgegangen ist aus der Verschmelzung von zwei oder mehr *Papillae fungiformes*. Die Oberfläche zeigt mehr oder weniger deutliche Furchen oder Vertiefungen (Fig. 15). Solche Wallpapillen finden sich namentlich beim Rind unter den größeren, nach hinten liegenden Wallpapillen. Der Einschluß mehrerer Papillen in einen gemeinsamen Wall darf als Vorstadium zur Bildung solcher Wallpapillen zweiter Ordnung angesehen werden.

Die III. Ordnung der Wallpapillen wird dargestellt durch eine von Wall und Graben umgebene größere Papille, deren Pilz hervorgegangen ist aus der Vereinigung von *Papillae filiformes* und *fungiformes* zu einem mehr oder weniger einheitlichen Gebilde. Die Oberfläche zeigt teils tiefere Gruben, Oeffnungen oder Furchen, so daß der Pilz aus mehreren kleineren Teilen zusammengesetzt erscheint, teils sekundäre Erhebungen in Form der Faden- oder Pilzpapillen der betreffenden Tierart. Bei diesen größeren Wallpapillen kommt es auch vor, daß der Pilz durch eine den Graben teilende Gewebsbrücke noch mit der Zungenschleimhaut in Verbindung steht. Der Pilz der Wallpapillen dritter Ordnung stellt eigentlich nichts anderes dar als einen durch einen tiefen Graben von der Umgebung abgegrenzten Teil der Zungenschleimhaut. Dies gilt besonders für die Wallpapillen des Pferdes und Schweines. Außer bei diesen Tieren kommen Wallpapillen dritter Ordnung vor bei den Fleischfressern (Tafelfig. 36, 37 [Hund], Fig. 41, 42 [Katze]), und in einem Falle fand ich eine solche auch beim Rind (Fig. 13).

Beim Rind finden sich also Wallpapillen der drei Ordnungen vor, und sehr wahrscheinlich dürfte dies auch für die Fleischfresser nachweisbar sein. Daß gerade diejenigen Tiere, auf deren Zungenrückentfläche die verhältnismäßig kleinsten Pilzpapillen vorkommen (Pferd und Schwein), die größten Wallpapillen aufweisen, erklärt

sich dadurch, daß die die Basis der Pilzpapillen umgebende rinnenförmige Vertiefung des Epithels, welche in erster Linie als Mündungsstelle der Drüsenausführungsgänge in Betracht kommt, den zahlreichen Ausführungsgängen nicht genügend Raum bietet, sie nicht fassen kann; letztere müssen sich deshalb in einem größeren Kreise lagern und schließen dann in denselben beide vorhandenen Papillenarten, Fadenpapillen und Pilzpapillen, ein. Demgegenüber bietet die Basis bzw. Rinne um die verhältnismäßig großen Pilzpapillen auf dem Zungenkörper der Wiederkäuer genug Raum zum Ausmünden der Drüsenausführungsgänge.

Wiederholt habe ich darauf hingewiesen, daß die Einlagerung von Drüsen, serösen und Schleimdrüsen, in die Zungenschleimhaut zur Folge hat, daß die in ihrem Bezirke stehenden Faden- und Pilzpapillen nicht oder nur in beschränktem Maße an der äußersten Spitze verhornen. Dieser Umstand bildet die Vorbedingung für die Verschmelzung der Papillen und für die Bildung des Walles. Der Wall ist ausschließlich das Produkt verschmolzener Fadenpapillen. In der Regel verschmelzen nur die dem Graben benachbarten Fadenpapillen, um denselben herum einen geschlossenen oder hinten und vorn unterbrochenen Ring bildend, was auf Horizontalschnitten durch den Wall (Tafelfig. 38) deutlich zu Tage tritt, so daß die Zahl der verschmolzenen Fadenpapillen noch feststellbar ist. Auch an einem Horizontalschnitt durch eine Wallpapille des Schafes sah ich, daß der Wall gebildet wurde durch 2 nach hinten spitz zulaufende Fadenpapillen, deren Enden durch Epithelzellen verkittet waren. Dagegen sehen wir den Wall um die Wallpapille von der Ziege in Fig. 20 von 7 unvollkommen verschmolzenen Papillen gebildet. Bei der Wallpapille der Katze in Fig. 42 ist es nur auf der einen Seite zur Wallbildung durch Verschmelzung von Fadenpapillen gekommen, während der Wall auf der anderen Seite durch Fadenpapillen vertreten wird, was bei Katzen häufig beobachtet werden kann. Beim Pferd finden wir den Wall in der Regel schlecht ausgebildet, weil die Fadenpapillen sehr zart sind und die bindegewebige Grundlage derselben nicht über die Schleimhautoberfläche hervorragt. Beim Schwein dagegen werden die an die Wallpapillen unmittelbar angrenzenden zottenförmigen Fadenpapillen zur Wallbildung herangezogen, infolgedessen der hintere Teil des Walles gewöhnlich besser in die Erscheinung tritt als der vordere. Am schönsten und regelmäßigsten finden wir den Wall zweifellos ausgebildet beim Rind als runden geschlossenen, ziemlich hohen Ring

um den Graben der Papille. Betrachten wir uns aber das Gebiet der Wallpapillen bei einem Foetus vom Rind, so finden wir keine Wälle um die Papillen, sondern eine gleichmäßige, glatte und glänzende, etwas erhöhte Fläche, in die die einzelnen Wallpapillen wie



Fig. 53. Wallpapille vom Rind (Ochs).

in kraterförmige Vertiefungen eingesenkt erscheinen der Art, daß die Oberflächen beider in einer Ebene liegen. Einzelne Papillen können auch teilweise von der erhöhten Platte überdeckt werden, so daß sie in eine gewölbeähnliche Grube zu stehen kommen, aus deren Oeffnung der

Pilz der betreffenden Wallpapille mit einem sich verjüngenden oberen Teile herauschaut. Eine derartige Papille vom erwachsenen Tiere (eine der vorderen Papillen von einem Ochsen) bringen die Figg. 53 und 54 zur Anschauung. Fig. 53

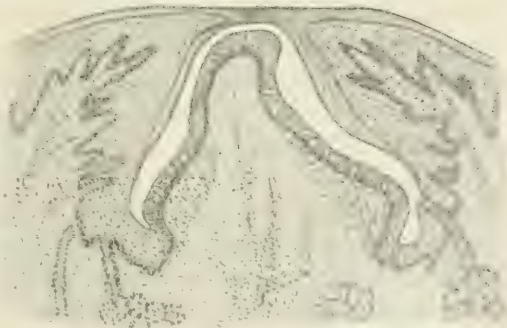


Fig. 54. Wallpapille vom Rind (Ochs).

zeigt einen Schnitt durch die Mitte der Wallpapille, Fig. 54 einen seitlich geführten. Die beim Foetus vorhandene etwas hervortretende Platte ist aus den flächenweise miteinander verschmolzenen Fadenpapillen hervorgegangen. Einen eigentlichen Wall, d. h. einen nach



außen von der Umgebung abgesetzten Ring finden wir beim Foetus noch nicht; ein solcher tritt erst später hervor, indem das nicht unmittelbar an den Graben der Wallpapille angrenzende Gewebe einsinkt. Es kann sich auch noch ein zweiter, mehr oder weniger verhornender Wall bilden.

Zwischen dem Pilz und dem Wall der Wallpapille liegt der Graben, welcher zur Aufnahme des Sekretes der Eiweißdrüsen dient; im auskleidenden Epithel sind die Geschmacksknospen eingelagert. GMELIN (9) sagt, der Graben „ist hervorgegangen aus der Verschmelzung einzelner mit Sinnesepithelien ausgestatteter Drüsenausführungsgänge“. Demnach würde der Graben die Enden der Ausführungsgänge selbst darstellen. Das ist jedoch nicht der Fall. Graben und Ausführungsgänge sind verschiedene Bildungen. Bei Besprechung des Randorgans werde ich hierauf zurückkommen. Am Graben und dem ihn auskleidenden Epithel müssen zwei Regionen unterschieden werden, eine obere und eine untere (vergl. Tafelfig. 16, 23, Fig. 52 und Tafelfig. 37). Die obere Region geht hervor aus der rinnenförmigen Vertiefung um die Basis der Pilzpapille. Dieser Teil des Grabens wird auf der einen Seite vom Epithel der ursprünglichen Pilzpapille, auf der anderen vom Epithel der zum Wall verschmolzenen Fadenpapillen ausgekleidet; er kann sich bei den verschiedenen Tierarten mehr oder weniger weit in die Tiefe erstrecken. In ihm finden sich in der Regel keine Geschmacksknospen, sondern nur ausnahmsweise, und zwar auf der Pilzseite; diese sind dann sicher noch von der Pilzpapille überkommen, da man deren ja manchmal auch noch im Oberflächenepithel der Wallpapille findet. So hat HOFFMANN (13) sie auf der Oberfläche der Wallpapillen des Menschen, HERMANN (11) beim Kaninchen und ich selbst beim Rind und bei Föten vom Rinde beobachtet. Nach HOFFMANN (13) verschwinden die im Oberflächenepithel der Wallpapillen von Föten zahlreich vorhandenen Geschmacksknospen im selben Maße, wie deren neue im Wandepithel des Grabens entstehen. Demnach entwickelt sich die Wallpapille, indem sie zunächst das Stadium der Pilzpapille durchläuft. Der untere, tiefere Teil des Grabens ist eine neue Bildung. Er entsteht durch ringförmige Tiefenwucherung des Epithels vom oberen Grabenteile aus und entspricht der Furche des Randorgans. Nur im Wandepithel dieses jüngeren Grabenteils finden sich regelmäßig Geschmacksknospen und in dieser Region kommen mitunter, besonders beim Hund, Geschmacksknospen auch im Epithel der Wallseite vor; in einem

Fall fand sich hier eine solche auch beim Schwein. Bei einer Wallpapille des Hundes bildeten 3 übereinander liegende Geschmacksknospen an der Wallseite nach oben hin gewissermaßen die Fortsetzung der Knospenreihe in der unteren, verhältnismäßig kurzen Region der Papillenseitenwand, an der das Oberflächenepithel ziemlich weit herabreichte. Ueberhaupt fand ich beim Hund Geschmacksknospen stets nur von da an im Wallepithel des Grabens eingelagert, wo sie an der Papillenseite aufhörten. Auch das Mündungsgebiet der Drüsenausführungsgänge scheint sich auf diese untere Region zu beschränken, wenigstens konnte ich an keinem Präparate beobachten, daß solche im primären Grabenteil mündeten. Der primäre und sekundäre Teil des Grabens ist in sehr vielen oder vielleicht den meisten Fällen auch daran unterscheidbar, daß die epitheliale Auskleidung im sekundären Teile plötzlich um die Hälfte der Dicke abnimmt und einen mehr lymphoiden Charakter zeigt. Wie am Graben, so kann man natürlich auch an der Papille einen primären und sekundären Teil unterscheiden. In Fig. 52 stellt der Kopf d. h. die ursprüngliche Pilzpapille den primären, der untere ampullenförmige Körper den sekundären Papillenteil dar.

In vorstehenden Ausführungen habe ich genügend zum Ausdruck gebracht, daß ich in den Wallpapillen keine ab initio neuen Gebilde erblicke, sondern sie auf Grund meiner Untersuchungsbefunde als Organe betrachte, die hervorgegangen sind teils aus einzelnen Pilzpapillen, teils aus der Verschmelzung von mehreren derselben oder von Fadenpapillen und Pilzpapillen, also immer aus präexistierenden Zungenpapillen, unter Hinzutreten von Eiweißdrüsen und deren Ausführungsgängen. Als Beweis hierfür dient mir:

1) Die Anordnung der Wallpapillen in nach rückwärts gerichteten Reihen, entsprechend der Anordnung der Pilzpapillen; ihr regelmäßiger Abstand voneinander in gleichen Entfernungen wie die der betreffenden Pilzpapillen bei reihenweisem Auftreten.

2) Die Uebereinstimmung des primären Pilztheiles von Wallpapillen erster Ordnung in Bezug auf Form und Größe mit den Pilzpapillen der betreffenden Zunge.

3) Der Umstand, daß sowohl lateral wie medial von den Wallpapillen des Hundes Papillae fungiformes die Reihen fortsetzen in der Art, daß erst Pilzpapillen, dann Wallpapillen, dann wieder

Pilzpapillen in gleichen Abständen eine vom Rande bis zur Mittellinie der Zunge verlaufende Reihe bilden und daß auch beim Rinderfoetus und beim Kalb medial von den Reihen der Wallpapillen sich Pilzpapillen als Fortsetzung der ersteren finden.

4) Das Vorkommen von 4 zu einer Gruppe vereinigten Pilzpapillen auf der rechtsseitigen Zungenhälfte eines Hundes an der Stelle, wo linksseitig eine dritte Wallpapille stand, während rechts eine solche fehlte.

5) Das Vorkommen von Pilzpapillen rückwärts von den Wallpapillen.

6) Das Vorkommen von Fadenpapillen und Pilzpapillen auf Wallpapillen des Pferdes, Rindes und Schweines und die Verschmelzung dieser Papillenarten zum Pilz der Wallpapille, wie dies bei den Fleischfressern nachgewiesen wurde.

7) Das Vorkommen von Geschmacksknospen im Oberflächenepithel der Wallpapillen bei verschiedenen Tieren und besonders bei Föten, was beweist, daß die Wallpapille in ihrer ontogenetischen Entwicklung das Stadium der Pilzpapille durchläuft.

8) Das Vorkommen von Uebergangsformen zwischen Pilzpapillen und Wallpapillen.

Es fragt sich nun, welche Bildungen als Uebergangsformen zu den Papillae vallatae gelten können.

Nach BRÜCHER (5) würden in das Oberflächenepithel der Zunge eingesunkene Pilzpapillen schon Uebergangsformen darstellen, und müßten dann fast alle auf dem Zungenkörper der Wiederkäuer gelegenen Pilzpapillen dafür angesehen werden. Hierzu liegt aber kaum wohl eine Berechtigung vor, wenn auch das Einsinken ins Epithel solche Papillen als besonders geeignet zur Ueberführung in Wallpapillen erscheinen läßt. HÖNIGSCHMIED (12) sieht beim Eber gefundene schwammförmige Wärzchen, welche gar nicht über die Oberfläche der Zunge hervorragten, zwar allseits von einem Wall umgeben sind, im Epithel des Seitenabhangs aber keine Geschmacksknospen enthalten, für Uebergangsformen an. Nach GMELIN (9) kommen als solche in Betracht Papillae fungiformes, welche „zumal, wenn sie in nächster Nachbarschaft der umwallten Wärzchen stehen, als ein Zeichen der Verwandtschaft mit den Wallpapillen gleichfalls mit serösen Drüsen ausgestattet wären“, und OPPEL (17) stellt die gleichen Anforderungen, wenn er sagt: „Daß Wallpapillen aus Pilzpapillen heutzutage hervorgehen, glaube ich nicht, weil Uebergangsformen, als welche ich Pilzpapillen mit spärlichen Geschmacksdrüsen betrachten würde, vollständig fehlen.“



Eine Pilzpapille, welche diesen Anforderungen entspricht, habe ich nun aber bei einem Hunde rückwärts von den Wallpapillen auffinden können (Tafelfig. 47). Sie lag 4 mm von einer Wallpapille, also „in nächster Nachbarschaft der umwallten Wärzchen“, und ist „gleichfalls mit serösen Drüsen ausgestattet“, es ist eine Pilzpapille „mit spärlichen Geschmacksdrüsen“. Letztere gehören zweifellos dem Drüsenlager der benachbarten Wallpapillen an, haben aber, an der äußersten Grenze desselben liegend, ihre Ausführungsgänge nicht nach der Wallpapille, sondern nach der näheren, über ihnen liegenden Pilzpapille gesandt. Daß Eiweißdrüsen nicht immer in einen Graben oder eine Furche, sondern vereinzelt auch an der Zungenoberfläche münden, ist von verschiedenen Autoren und auch von mir beobachtet worden. Eine solche Pilzpapille mit an ihrer Basis ausmündenden Eiweißdrüsengängen muß als Uebergangsform angesehen werden. Weiterhin müssen als Uebergangsformen Papillen gelten, wie die in Fig. 14 dargestellte, bei denen es zwar zur ringförmigen Tiefenwucherung des Epithels gekommen ist, nicht aber zur Ausbildung desselben zum Sekretbehälter oder Graben, indem sich entweder keine Ausführungsgänge der am Standort solcher Papillen an der Grenze des Drüsenfeldes meist nicht mehr so zahlreich vorhandenen serösen Drüsen nach dem Epithelring gewendet haben oder, wenn dies auch der Fall ist, eine Spaltung der Zellmassen durch sie nicht bewerkstelligt werden konnte. Man könnte in diesen Fällen daran denken, daß die betreffenden Drüsen entweder nicht tätig waren oder ihr Sekretdruck nicht hinreichte, um einen Durchbruch nach außen herbeizuführen. Eine Uebergangsform, meines Erachtens die überzeugendste, stellt ferner die Papille in Tafelfig. 16 vor. Es ist eine an der vorderen Grenze des Eiweißdrüsenlagers beim Rind vorgefundene Pilzpapille, die auf der dem Drüsenfeld zugekehrten Seite von einer wallähnlichen Erhebung umgeben war. Die mikroskopische Untersuchung ergab das Vorhandensein eines mit Geschmacksknospen ausgestatteten sekundären Papillenteiles, also auch einer tieferen Grabenregion, in welche vereinzelte Ausführungsgänge spärlich vorhandener seröser Drüsen einmündeten.

In Bezug auf die Grundlagen für die Lehre, daß die Wallpapillen aus Pilzpapillen hervorgehen, sagt OPPEL (17): „Schwerwiegend ist der hochwichtige Fund, daß auch bei den Säugetieren in der Entwicklung der Wallpapillen zuerst auf der Oberfläche Geschmacksknospen auftreten.“ Dem Vorkommen von Uebergangsformen, wie ich sie oben nachgewiesen habe, dürfte, zumal in

Hinsicht auf ihre Lage an der Grenze der Drüsenbezirke, nicht weniger Beweiskraft für die Berechtigung der fraglichen Lehre innewohnen.

Was nun das Randorgan (*Papilla foliata*) anbetrifft, so findet sich ein solches beiderseits am Zungenkörper regelmäßig beim Pferd, Schwein und Hund, bei letzteren beiden aber nicht immer in gleich guter Ausbildung. Bei der Katze kann es beiderseitig oder einseitig vorhanden sein oder ganz fehlen. Beim Rind kommt an analoger Stelle bei den weitaus meisten Zungen, und zwar häufiger doppelseitig als nur einseitig, eine Bildung vor, die als ein unvollkommen ausgebildetes Randorgan angesehen werden muß. In Bezug auf die makroskopischen Verhältnisse verweise ich auf die an früherer Stelle gemachten näheren Angaben und Fig. 17. — Das in gleicher Weise wie die Wallpapillen durch das Vorhandensein seröser Drüsen ausgezeichnete Randorgan liegt wie jene ausschließlich auf dem hintersten Teile der Zunge, und zwar mit Ausnahme beim Pferd, bei dem es mehr gegen den Zungengrund gerückt ist, in gleicher Höhe mit den Wallpapillen. Beim Pferd finden wir es auf dem hintersten Teile des Zungenrandes, beim Schwein mehr an den Seitenflächen der Zunge, beim Hund und der Katze ebenfalls am Zungenrande, aber noch im Bereiche der Fadenpapillen. Dargestellt wird das Organ durch eine größere oder kleinere Anzahl in die Schleimhaut sich einsenkender, längerer oder kürzerer Furchen mit dazwischen liegenden Gewebsleisten. Konstant in seiner Ausbildung und in Bezug auf Gestalt, Zahl und Richtung der Furchen und Leisten ist eigentlich nur das Randorgan des Pferdes. Die auf den Leisten desselben hier und da vorkommenden feinen Oeffnungen stellen die Mündungen von Ausführungsgängen oberflächlich gelagerter seröser Drüsen dar, während die etwas größeren Oeffnungen, wie sie auf der Oberfläche der Wallpapillen des Pferdes beobachtet werden, als durch unvollkommene Verschmelzung benachbarter Papillen entstandene Gruben zu betrachten sind, an deren Boden in der Regel auch seröse Drüsen münden.

Beim Randorgan des Schweines finden sich dagegen ziemlich häufig wesentliche Unterschiede in der äußeren Form, wie in der Zahl und Richtung der Furchen. Zunächst sei bemerkt, daß die Angabe v. EBNERS (8), daß im Epithel der Schleimhautfalte am Boden der Furche Geschmacksknospen nicht vorkommen, unzutreffend ist. Ich habe in einem Falle solche vorgefunden. Uebrigens kann diese Schleimhautfalte fehlen oder auch zu zweien oder

dreien, dann aber entsprechend kleiner, vorhanden sein. Ebenso konnte ich entgegen der Angabe CSOKORS (6) feststellen, daß Drüsenausführungsgänge nicht nur am Boden der Furche, sondern auch an den Seiten einmünden, und zwar in zweierlei Weise. Entweder mündet der Ausführungsgang in eine seitliche Ausbuchtung der Furche oder er hört am äußeren Rande des gerade verlaufenden Wandepithels der Furche auf, und dieses wird nur vom Sekretstrom geradlinig bis zum Lumen der Furche durchbrochen.

Besonders interessant ist der Umstand, daß wir beim Randorgan des Schweines neben und an Stelle größerer Furchen kleine, teils offene, teils vom Oberflächenepithel überdeckte Gruben und kleinste Spalten antreffen, und daß die Anzahl der ausgebildeten Furchen und dieser Gruben zueinander in umgekehrtem Verhältnisse stehen. Wenn schon aus dieser Tatsache der Schluß berechtigt erscheint, daß die Furchen aus solchen seitlich ineinander übergegangenen Gruben entstanden sein müssen, so wird diese Annahme noch unterstützt durch den Befund, daß sich auch unter den überdeckten grubenförmigen Einsenkungen des Epithels mehr oder weniger ausgebildete Spalten befinden, die in ihrem Wandepithel zahlreiche Geschmacksknospen aufweisen (Tafelfig. 30 u. 31). Ein Vertikalschnitt durch einen Teil des Randorgans mit 2 oder 3 solcher Gruben liefert uns ein Bild, das mit einem gleichen Schnitt durch normale Leisten nahezu übereinstimmt (Tafelfig. 30) und erkennen läßt, daß das Randorgan beim Schwein nicht aus präexistierenden Papillen (Wallpapillen) hervorgeht, sondern sich bildet, indem über einem Eiweißdrüsenfeld das Oberflächenepithel in die Tiefe dringt, um mit den Ausführungsgängen der serösen Drüsen in Verbindung zu treten. Durch den Druck des Drüsensekretes spaltet sich dann das Epithel, die obersten Zellschichten der Wand der entstehenden Rinne werden abgeplattet, und in demselben Maße, wie dies von der Tiefe nach der Oberfläche fortschreitet, lagern sich in die den Sekretstrom umgebenden Epithelmassen der Grabenwand Geschmacksknospen ein. Zu diesen führen vom Lumen der Rinne weite trichterförmige Oeffnungen im Wandepithel. Indem nun die so entstandenen reihenweise nebeneinander gelagerten Sekretkanäle durch Schwund der zwischenliegenden Epithelwände ineinander übergehen, entstehen kürzere oder längere Sekretbehälter oder Furchen. Gegen die Oberfläche kann sich der Sekretstrom teilen und einen Epithelsequester zwischen sich einschließen, durch dessen Abstoßung beim Durchbruch des Sekretes nach außen ein breiter Zugang zu dem Sekret-



behälter geschaffen wird. Wir müssen also unterscheiden zwischen den eigentlichen Drüsenausführungsgängen und den epithelialen Sekretbehältern, in welchen die ersteren ihr Ende erreichen. Nur im Wandepithel der Sekretbehälter oder Furchen kommen Geschmacksknospen vor, in der Wand der Drüsenausführungsgänge dagegen niemals. In diesem Sinne ist die Feststellung GMELINS (9), daß der Graben der Wallpapillen hervorgegangen ist aus der Verschmelzung einzelner „mit Sinnesepithelien ausgestatteter Drüsenausführungsgänge“, zu präzisieren, denn die Furche des Randorgans entspricht der tieferen Region des Grabens, die sich in analoger Weise bilden dürfte. Die Leiste dagegen entspricht nicht dem Pilz der Wallpapille, sondern dem Wall. Diese Uebereinstimmung von Wall und Leiste kommt besonders zum Ausdruck bei jenen Tieren, bei welchen das Randorgan nicht wie beim Schwein an der papillenfren Seitenfläche der Zunge, sondern noch im Bereiche der Papillen der Zungenrückenfläche liegt, wie dies beim Hunde und der Katze der Fall ist. Wie bei diesen Tieren um den Graben der Wallpapille herum die Fadenpapillen zum Wall verschmelzen, so verschmelzen am Randorgan die zwischen den Furchen liegenden Fadenpapillen zu kammförmigen Erhöhungen der Leisten, die beim Hunde eine bogenförmige Krümmung gegen die Mitte des Randorgans erkennen lassen. Man könnte schließlich bei diesen Tieren dann auch einen primären und sekundären Teil der Furche wie beim Graben unterscheiden. Im allgemeinen aber kann man das Randorgan, wenn man es als eine Papille gelten lassen will, als eine passive den anderen — Pap. filiformes, fungiformes und vallatae — als aktiven, d. h. über die Schleimhautoberfläche sich erhebenden Papillen gegenüberstellen.

Die Bildung des Randorgans beim Schwein beweist, daß die Entstehung eines Geschmacksorgans nicht vom Vorhandensein wahrer Papillen abhängig ist, sondern sich überall da bilden kann, wo seröse Drüsen sich entwickeln, und daß diese Drüsen demnach nicht, wie OPPEL (17) annimmt, in Abhängigkeit, d. h. als ein Produkt von Papillen entstehen, sondern als selbständige Gebilde unabhängig von präexistierenden Papillen, dagegen abhängig von bestimmten äußeren Reizen. Ferner sieht OPPEL (17) „in den Geschmacksdrüsen der Säuger ganz junge Erwerbungen“. Danach muß angenommen werden, daß zur Zeit des Auftretens von Geschmacksdrüsen beim Pferd und Schwein (wohl auch noch bei anderen Tieren), d. h. zur Zeit der Entstehung des Randorgans dieser Tiere, die auf den

Seitenflächen der Zunge ehemals sicher vorhanden gewesenen Papillen durch den Druck der Umgebung u. s. w. bereits verschwunden oder doch so zurückgebildet und verkümmert waren, daß sie für die äußere Gestaltung des neuen Organs nicht mehr in Betracht kamen. Wäre dies nicht der Fall, so würden wir bei diesen Tieren nicht ein Randorgan in seiner heutigen Form finden, sondern in der einer Wallpapille oder einer ihr ähnlichen Gestalt. Diese Ansicht stützt sich auf folgende zwei Befunde: An einer Zunge des Schweines fand ich auf dem Randorgan (Fig. 32) eine Papille, die ich für eine Pilzpapille ansah. Bei der mikroskopischen Untersuchung erkannte man ein ziemlich großes, rundes Gebilde, das von seiner Umgebung durch einen breiten Epithelzellenring scharf abgegrenzt war. Mit einem kleinen Teil seiner Oberfläche schwach über die Schleimhautoberfläche hervorragend, erscheint das Gebilde in die Schleimhaut bezw. das Randorgan hineingesenkt und seine bindegewebige Grundlage mit Rundzellen geradezu vollgepfropft, in welchen 3 verschieden große Lymphnoduli lagen. Das Grundgewebe ging seitlich an einer beschränkten Stelle in das der Schleimhaut über. Der Epithelring schloß einen langen Hohlraum ein, der an anderen Schnitten zu einem Graben erweitert an der Schleimhautoberfläche ausmündete; dadurch entstand das Bild einer Wallpapille, die aber nicht am Boden der Grube, sondern an der Wand derselben festgewachsen war. Ich erkläre mir das Ganze folgendermaßen: In dem vorliegenden Falle ist auf dem Gebiete des Randorgans eine größere Pilzpapille zur Entwicklung gekommen. Infolge des Druckes der benachbarten Teile konnte sie sich aber nicht aufrecht auf der Oberfläche entwickeln, sondern wurde nach der Seite umgedrückt und samt dem unterliegenden Oberflächenepithel in das Gewebe des Randorgans hineingepreßt, wobei es zu einer innigen epithelialen Verkittung zwischen der Papille und der Schleimhautoberfläche kam. Da nun seröse Drüsen in der Umgebung vorhanden sind, so dürften sich Ausführungsgänge derselben, wie wir das überall gefunden haben, der — hier aber passiv — in die Tiefe gelangten Epithelzellenhülle zugewendet, durch den Druck ihres Sekretes dieselbe gespalten und zum grabenförmigen Behälter erweitert haben. Dadurch entstand ein einer Papilla vallata ähnliches Gebilde im Randorgan. Geschmacksknospen konnte ich im Wandepithel dieses Grabens nicht feststellen. Allein, da ein sekundärer Grabenteil fehlt, würde das Fehlen der Knospen die Richtigkeit des früher Gesagten bestätigen, daß neue Geschmacksknospen sich nur im sekundären Grabenteil, welcher

der Furche des Randorgans entspricht, bilden und daß Knospen, die sich im primären oberen Teile finden, von der Pilzpapille überkommen sind. Ferner fand ich bei der Katze ein Randorgan in der Form einer von einem Wall und Graben umgebenen Papille (Fig. 44). Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab sich, daß der Graben auf der einen Seite, wo Schleimdrüsen benachbart waren, ohne sekundären Teil und ohne Knospen war, auf der anderen Seite im Gebiete der serösen Drüsen dagegen einen tiefen Teil mit Geschmacksknospen aufwies (Tafelfig. 45). Neben dieser Grabenseite lag noch eine zweite mit zahlreicheren Geschmacksknospen ausgestattete Furche.

Nach diesen beiden Befunden darf gesagt werden, daß das Randorgan eine verschiedene Gestalt aufweisen wird, je nachdem zur Zeit der Entstehung seiner Geschmacksdrüsen in deren Bereiche Papillae fungiformes und filiformes vorhanden waren oder nicht. Damit erklärt sich die Mannigfaltigkeit der äußeren Form dieses Organs und die Tatsache, daß beispielsweise bei einer Fledermaus die Papillae foliatae dermaßen Papillae vallatae ähnlich sehen, daß sie von TUCKERMAN für am Zungenrande liegende Papillae vallatae erklärt wurden. Andererseits kommen, wie schon erwähnt, beim Rind nicht selten an Stelle der Wallpapillen nur entsprechend große und tiefe Gruben vor, in einem Falle 4 auf einer Zungen-  
seite, indem der Pilz der Wallpapille fehlte. Denkt man sich solche Gruben nebeneinander liegend seitlich zusammengepreßt, so bekommen wir ein einer Papilla foliata ähnliches Gebilde an Stelle der Papillae vallatae.

Bei der Bildung der Geschmackspapillen höherer Ordnung, der Wallpapillen und Randorgane, ist das Wesentliche das Auftreten der Geschmacksdrüsen, die Tiefenwucherung des Oberflächenepithels, durch welches das Sekret von den Drüsenausführungsgängen nach der Oberfläche seinen Weg nimmt, das Auftreten neuer Geschmacksknospen in der Wandung der so entstandenen Sekretkanäle und die reihenweise seitliche Verschmelzung der letzteren zu einem zusammenhängenden Sekretbehälter, zum Graben bzw. zur Furche. Liegen im Gebiete der Geschmacksdrüsen Pilzpapillen, so entstehen Wallpapillen; fehlen solche Papillen, so entstehen Organe nach Form der Randorgane des Pferdes und



Schweines, oder, wenn vorhandene Fadenpapillen gut entwickelt sind, nach Form der Randorgane beim Hund oder bei der Katze. Dieses Untersuchungsergebnis steht auch im Einklang mit den experimentellen Beobachtungen GRIFFINIS (10). Er hat festgestellt, daß bei totaler und partieller Abtragung der Papilla foliata und der Papilla vallata (calyciforme), selbst wenn dieselbe so tief erfolgt, daß noch ein gutes Stück des Muskelgewebes entfernt wird, immer wieder an der alten Stelle eine Neubildung des Organs erfolgt, und zwar in Form halbkugeliger Erhebungen mit einer zentralen Vertiefung, wie wenn es Mündungen von Drüsenausführungsgängen wären. Die Zahl der Prominenzen ist verschieden groß (4—60). „Les proéminences hémisphériques les plus grandes offrent dans leur ensemble beaucoup de ressemblance avec un petit appareil folié, qui, se trouvant en voie de développement, aurait été arrêté dans un stade peu avancé.“ Die Prominenzen machten also in ihrer Gesamtheit den Eindruck einer kleinen Papilla foliata, die auf einem wenig vorgeschrittenen Entwicklungsstadium stehen geblieben ist. Halbkugelige Erhebungen (proéminences hémisphériques) sehen wir aber auch in den beiden Schnittbildern Fig. 18 und 19, welche Gebilde ich als verkümmerte Randorgane des Kalbes bezeichnet habe. Berücksichtigt man noch deren Uebereinstimmung mit der halbkugeligen Erhebung im Randorgane des Schweines, die Fig. 33 zeigt, so dürfte es kaum einem Zweifel unterliegen, daß auch die fraglichen Bildungen beim Kalb bzw. Rind eine Papilla foliata darstellen, „un petit appareil folié, qui, se trouvant en voie de développement, aurait été arrêté dans un stade peu avancé“. Die Ursache für die unvollkommene Ausbildung oder für die Rückbildung — OPPEL (17) sagt „wir haben es als Rückbildungsercheinung zu deuten, wenn wir bei einem Säugetier Randorgane vermissen“ — des Randorgans beim Rind, sowie für das Fehlen beim Schaf und der Ziege, haben wir meines Erachtens in dem Umstande zu suchen, daß bei diesen Tieren die Wallpapillen in so reichlicher Anzahl vorhanden und besonders beim Schaf und der Ziege so gelagert sind, daß sie teilweise noch über den Zungenrand nach der Seitenfläche übergreifen, und daß ferner die einzelnen Wallpapillen aufs reichlichste mit Geschmacksknospen ausgestattet sind. Diese Tiere bedürfen einer Erweiterung der Geschmackszone nach der Seitenfläche der Zunge nicht, wie jene Tiere, welche nur verhältnismäßig wenige und mehr nach der Zungenmitte gelagerte Wallpapillen besitzen. L. LANDOIS (14) sagt in seinem

Lehrbuch der Physiologie des Menschen: „Die Intensität der Geschmacksempfindung hängt ab: 1) Von der Größe der affizierten Fläche, wie namentlich CAMERER feststellte, als er auf 1, 2, 3, 4 umwallte Papillen die schmeckende Substanz brachte.“ Betrachten wir die Wallpapille vom Ochsen in Fig. 52, so bekommen wir eine Vorstellung von der reichen Anzahl von Geschmacksknospen, die die Wiederkäufer in ihren vielen Wallpapillen beherbergen, und von der Größe der affizierbaren Fläche. Eines Ergänzungsorgans in Form eines Randorgans bedürfen sie infolgedessen nicht, das vorhandene verkümmert und verschwindet allmählich.

Ich habe mich an früherer Stelle dahin ausgesprochen, daß die serösen Drüsen ihre Entstehung nicht einer den Papillen innewohnenden besonderen Eigenschaft verdanken können, sondern unter der Einwirkung bestimmter äußerer Reize ursprünglich entstanden sein dürften. Diese Reize suche ich bezüglich der Geschmacksknospen der Zunge in der Inspirationsluft und den in ihr enthaltenen verschiedenen Stoffen; denn Geschmacksknospen und höhere Geschmackspapillen finden sich bei allen damit ausgestatteten Tieren nur auf dem hintersten Teile der Zunge, also dort, wo die Respirationsluft andauernd auf die Oberfläche der Zunge einzuwirken im stande ist, und die höheren Geschmackspapillen, Wallpapillen und Randorgane, sind durch die ganze Säugetierklasse, abgesehen von der einfach vorhandenen Wallpapille der Muriden und Geomyiden, auf dem Zungenkörper bilateral angeordnet, entsprechend der bilateralen Anordnung der Respirationswege der Nase. Nun sehen wir in dem auf einer niederen Entwicklungsstufe stehenbleibenden Randorgan des Kalbes in Fig. 19 drei Lymphnoduli in ziemlich gleichen Abständen voneinander. Sie liegen unmittelbar unter der Schleimhautoberfläche. Ueber dem einen hat sich eine Grube gebildet, und an einzelnen Zungen vom Rind kamen ja auch 2 und 3 solcher Gruben nebeneinander vor. Danach möchte man annehmen, daß die Einwirkung der Respirationsluft zunächst die Bildung von Lymphnoduli und lymphadenoider Substanz zur Folge hat, die dann das Material zum Bau der Drüsen liefern. An Randorganen des Hundes und der Katze lassen sich nämlich von der lymphadenoiden Substanz unter der Schleimhautoberfläche Zellstränge in die Tiefe verfolgen, welche die quer vorgelagerten Muskelfaserbündel durchdringen und zum Teil zur Atrophie bringen, indem sie die Fasern einschließen. Je tiefer diese Wanderung sich erstreckt, je tiefer dann die aus diesen Zellen sich bildenden Drüsen zu liegen kommen, um so tiefer

werden auch der Graben um die Wallpapille und die Furchen des Randorgans. Andererseits haben wir gesehen, daß oberflächlich gelagerte Drüsen, z. B. an einem schlecht ausgebildeten Randorgan des Hundes, frei auf der Schleimhautoberfläche münden, ohne daß es zur Bildung einer Furche mit Geschmacksknospen kommt. Je tiefer sich nun also die Furchen gestalten, um so mehr Raum bieten sie in ihren Wandungen zur Einlagerung von Geschmacksknospen, und um so besser geformt und ausgebildet wird das Organ, um so größer seine Bedeutung für das Geschmacksvermögen des betreffenden Tieres.

Naheliegend ist nun auch die Frage, welche physiologische Bedeutung das Sekret der Geschmacksdrüsen hat, welche Aufgaben ihm für das Zustandekommen von Geschmacksempfindungen beizumessen sein dürften. Ueber diesen Punkt spricht sich v. EBNER (8) folgendermaßen aus: „Die Aufgaben, die man dem Drüsensekret vermutungsweise zuschreiben darf, sind Lösung fester schmeckbarer Stoffe, Verdünnung oder chemische Veränderung von Flüssigkeiten, die als zu starke Reize wirken, endlich rasche Reinigung der Gräben und Furchen der Geschmacksorgane von schmeckbaren Flüssigkeiten, um die Geschmacksknospen für die Vermittlung neuer Erregungen tauglich zu machen. — Allein es ist klar, daß, die Stichhaltigkeit der aufgestellten Vermutung vorausgesetzt, die Funktionsfähigkeit der Geschmacksknospen durch die Drüsen nur befördert, nicht bedingt wird, daß also auch Geschmacksknospen, die fern von serösen Drüsen sind, ihrer Aufgabe, wenn auch in weniger vollkommener Weise, werden genügen können.“ DRASCH (7) sagt: „Das Sekret der Eiweißdrüsen kann nicht einzig und allein den Zweck haben, die Geschmacksfurchen zu reinigen. Im Geschmacksorgan selbst muß ein Mechanismus vorhanden sein, um die Furchen von Schmeckstoffen und Sekret zu reinigen, um neuen Reizungen zugänglich zu sein.“ Er hält die Schmeckbecher für Kapillarvorrichtungen, um die Flüssigkeit aus den Spalten in die Tiefe zu leiten, von wo sie durch Lymphströmung weggeführt werden. Dieser Ansicht DRASCHS möchte ich mich anschließen und annehmen, daß die fragliche Hinwegschaffung oder Neutralisierung der in die Knospen gelangten Schmeckstoffe der lymphadenoiden Substanz zufällt, die überall um die Gräben und Furchen der höheren Geschmacksorgane vorhanden ist und in ihrer Ausbreitung übereinstimmt mit derjenigen der Geschmacksknospen, zu welchen sich von der lymphadenoiden Substanz Rundzellenstränge hinziehen. Was nun aber die Aufgabe



des Drüsensekrets selbst anbetrifft, so ist zunächst zu berücksichtigen, daß Geschmacksdrüsen für die Möglichkeit des Schmeckens nicht unbedingt notwendig sind, was sich aus der Tatsache ergibt, daß die Pilzpapillen dieser Sinnesvermittlung fähig sind, ohne mit Geschmacksdrüsen ausgestattet zu sein. Das Schmeckvermögen an sich ist also an das Vorhandensein von Geschmacksknospen geknüpft, die Intensität des Schmeckens hängt, wie wir oben gehört haben, von der Zahl der Knospen ab, und, um nur dem Zweck einer mechanischen Reinigung des Sekretbehälters zu dienen, dürfte die Bildung spezifischer Drüsen und ihre organische Vereinigung mit den vorhandenen Geschmackspapillen als eine zu hoch entwickelte Einrichtung erscheinen. Dies berücksichtigend, sowie die bereits hervorgehobene Tatsache, daß die Wallpapillen und Randorgane ausschließlich auf dem hintersten Teile der Zunge und zwar in bilateraler, den Respirationswegen der Nase entsprechender Anordnung vorkommen, geht meine Ansicht dahin: Während die in der Hauptsache auf der vorderen Zungenhälfte, der Zungenspitze, lokalisierten **Pilzpapillen** dem Tiere in erster Linie dazu dienen, **die bereits in die Mundhöhle aufgenommenen** festen und flüssigen Nahrungsmittel auf ihren Geschmack und ihre Genießbarkeit zu prüfen, vermag es durch die **Wallpapillen und Randorgane** — diese befähigt durch das Sekret der Geschmacksdrüsen — **aus den mit der Respirationsluft aufgesogenen** gasförmigen und korpuskulären Schmeckstoffen, also **ohne erst die Dinge**, von welchen die letzteren ausgehen, **in den Mund nehmen und verkauen zu müssen**, festzustellen, ob ihm diese Dinge zur Nahrung dienlich sind oder nicht, indem die in der eingeatmeten Luft enthaltenen Schmeckstoffe in raschester Weise von dem Drüsensekret fixiert, gelöst und den percipierenden Organen zugeführt werden. In dieser Aufgabe und Fähigkeit liegt meines Erachtens die spezifische, die Wallpapillen und Randorgane über die Pilzpapillen erhebende Eigenschaft des Sekretes der serösen Drüsen. Die Fähigkeit, das Vorhandensein geeigneter Futtermittel aus größerer oder kleinerer Entfernung feststellen zu können, ist für die Erhaltung des Individuums von nicht geringerer Bedeutung als ein hochentwickelter Geruch-, Gesicht- oder Gehörsinn. Da wir wissen, wie potenziert die betreffenden Sinnesorgane bei den Tieren entwickelt sein können, haben wir

keine Veranlassung, dies vom Geschmacksinn nicht ebenfalls voraussetzen zu dürfen, wenn auch durch Domestikation und andere Umstände eine gewisse Abschwächung desselben eingetreten sein mag. Aus dem Geruch allein kann die Tauglichkeit einer Sache als Nahrungsmittel nicht ohne weiteres festgestellt werden. Wenn ein junges Tier zum erstenmal aus dem Stall auf die Weide kommt und sofort die für sich geeigneten Gräser zwischen ungeeigneten herauszufinden vermag, so ist das nicht Instinkt, sondern die Folge eines entsprechend hochentwickelten Geschmacksinnes. Dieser wird dann wohl noch beim älteren Tiere durch die Erfahrung, durch den Geruch- und den Gesichtssinn unterstützt. Letzterer kann, wie dies bei den Vögeln zweifellos der Fall ist, für das Aufsuchen der Nahrung, d. h. für die Futterwahl in den Vordergrund treten, und wir sehen deshalb bei diesen Tieren die Geschmacksorgane, welche nach BOTEZAT (3) auch den Vögeln nicht fehlen, ganz bedeutend in ihrer Entwicklung und Bedeutung zurücktreten. Obwohl sie in großer Menge in der Rachenhöhle ihren Sitz haben, teils in Form schlanker, spindelförmiger Gebilde, teils in der für die Vögel spezifischen Form von in ihrer Achse von Schleimdrüsenausführungsgängen durchbohrten Knospen (nach BOTEZAT), so finden sie sich doch nicht in Form von Geschmackspapillen, speziell von solchen mit serösen Drüsen. Sie dürften also nur die Aufgabe haben, wie ich sie speziell den Pilzpapillen zurechne, und BOTEZAT (3) sagt auch: „Ein Huhn oder ein Sperling wird auch ihm nicht zusagende Stoffe aufnehmen, jedoch, sobald es zum Verschlucken kommt, wieder von sich geben.“ Diejenigen Tiere, welche auf der Zunge bis zur Spitze Pilzpapillen d. h. Geschmacksknospen besitzen, brauchen nicht erst die Stoffe bis zum Rachen zu befördern, um feststellen zu können, ob sie ihnen schmecken oder nicht. Andererseits unterliegt es keinem Zweifel, daß die mit so zahlreichen Geschmacksknospen ausgestatteten Wallpapillen und Randorgane in zweiter Linie auch in die Mundhöhle aufgenommene Stoffe mit um so größerer Schnelligkeit und Sicherheit auf ihren Geschmack zu prüfen im stande sind, und daß infolgedessen die Pilzpapillen mit dem Auftreten der Wallpapillen und Randorgane in ihrer Bedeutung als geschmackvermittelnde Organe für die in die Mundhöhle gelangten Nahrungsstoffe zurücktraten und zum Teil untergingen. Sie waren aber jedenfalls ursprünglich die einzigen Geschmackspapillen, während die Wallpapillen und Randorgane erst mit der Entwicklung einer ausgedehnten Flora ein Bedürfnis geworden sein dürften.

Das Resultat meiner Untersuchungen ist in Bezug auf die phylogenetische Entwicklung und Verwandtschaft der Zungenpapillen folgendes:

Die Papillae filiformes stellen in der Form einer Papilla coronata und fasciculata die ursprünglichsten Zungenpapillen vor.

Die Papillae fungiformes haben sich aus den Papillae filiformes entwickelt und können sich wieder zu solchen zurückbilden. Uebergangsformen kommen vor.

Die Papillae vallatae haben sich aus den präexistierenden Zungenpapillen, in erster Linie aus den Papillae fungiformes durch das Hinzutreten von Geschmacksdrüsen gebildet. Ihre Zusammensetzung nach kann man sie in 3 Ordnungen einteilen:

Eine Wallpapille I. Ordnung ist hervorgegangen aus einer einfachen Papilla fungiformis,

eine Wallpapille II. Ordnung ist hervorgegangen aus zwei oder mehreren Papillae fungiformes,

eine Wallpapille III. Ordnung ist hervorgegangen aus der Vereinigung von Papillae filiformes und fungiformes. Eine Wallpapille der III. Ordnung kann auch als ein durch einen tiefen Graben abgegrenzter Teil der Zungenschleimhaut angesehen werden.

Uebergangsformen von den Papillae fungiformes zu den Papillae vallatae kommen vor.

Papillae fungiformes kommen auch noch rückwärts von den Papillae vallatae vor.

Die serösen Drüsen sind ureigene Gebilde und entstehen nicht in Abhängigkeit oder als ein Produkt von Papillen. Sie vereinigen sich aber mit solchen aus Zweckmäßigkeitsgründen.

Das Randorgan (Papilla foliata) ist, soweit es sich um die hier untersuchten Tiere handelt, nicht aus der Papilla vallata hervorgegangen, auch nicht aus der Papilla fungiformis, sondern dieses Organ stellt ausschließlich einen unter dem Einfluß der zugehörigen serösen Drüsen veränderten Schleimhautteil der Zunge dar. Die Leisten sind keine veränderten Pilz- oder Wallpapillen, sondern entsprechen dem Wall der Wallpapillen. Bei den Fleischfressern werden Fadenpapillen zur Bildung der Leisten herangezogen. Die Furchen entstehen zunächst durch zapfenförmige Tiefenwucherung des Oberflächenepithels, durch welches das Drüsensekret, einen Sekretkanal bildend, nach außen sich Bahn bricht. Durch Verschmelzung dieser Sekretkanäle entstehen dann Sekretbehälter in Form von Gräben und Furchen. In der Wand der Sekretkanäle,



nicht in der der Ausführungsgänge, die ja an ersteren ihr Ende erreichen, entstehen Geschmacksknospen.

Das Vorkommen von Randorganen, die aus mehr oder weniger veränderten Pilzpapillen hervorgegangen sind und eine den Wallpapillen mehr oder weniger ähnliche Form zeigen, ist nicht ausgeschlossen, und es ist anzunehmen, daß in diesen Fällen bezw. bei den betreffenden Tierfamilien zur Zeit der Entstehung der serösen Drüsen an der Stelle des Randorgans noch gut erhaltene Pilzpapillen vorhanden waren.

Als weitere Ergebnisse sind anzuführen:

Die Papillae filiformes bedeckten ursprünglich die ganze Zungenschleimhaut, d. h. auch die Seiten- und Bodenfläche.

Die zottenförmigen Papillen rückwärts von den Papillae vallatae bis zum Kehlkopf (Schwein, Fleischfresser) sind Papillae filiformes, die unter der Einwirkung der hier in die Schleimhaut eingelagerten Schleimdrüsen die Eigenschaft, eine starke Hornscheide zu bilden, verloren und sich stark vergrößert haben.

Die Papillae fungiformes stehen in parallelen, beiderseits vom Rande rückwärts gegen die Mittellinie der Zunge in spitzem Winkel zusammenlaufenden Reihen mit alternierender Stellung der einzelnen Pilze. Bei den Tieren mit einer Querfurche auf der Rückenfläche der Zunge (Pferd und Wiederkäuer) tritt ein Wechsel in der Richtung der Pilzpapillenreihen ein in der Art, daß vor dieser Querfurche die Reihen einen nach vorn gerichteten spitzen Winkel bilden.

Die Papillae fungiformes kamen ursprünglich, wie die Pap. filiformes, auf der ganzen Zungenschleimhaut vor. Im Gebiete der Schleimdrüsen des Zungengrundes vergrößern sie sich und nehmen andere Formen an oder sie gehen unter.

Die Zungenbodenfläche ist aus Seitenflächen hervorgegangen.

Auch die Wallpapillen der Wiederkäuer sind ins Gebiet der serösen Drüsen fallende laterale Teile von Pilzpapillenreihen.

Sowohl beim Pferd wie beim Schwein kommen eine Papilla vallata centralis und Papillae vallatae accessoriae laterales vor, sowie bei der Katze Papillae vallatae medianae anteriores (Nomenklatur nach MÜNCH). Solche accessorische Bildungen dürften als Atavismen zu betrachten sein.

Das Rind hat beiderseits ein verkümmertes Randorgan in Form einer runden Grube an analoger Stelle wie das Schwein. Das Organ kommt auch nur einseitig vor und fehlt in selteneren Fällen ganz.

Das Randorgan der Katze kann mehr als eine Furche aufweisen.

Die serösen Drüsen entstehen unter der Einwirkung der Respirationsluft auf die Zungenschleimhaut; sie können deshalb nur auf dem hintersten Teile der Zunge vorkommen, und die Bildung von Wallpapillen an einem anderen Teile der Zunge ist ausgeschlossen. Als erste Folgeerscheinung der Einwirkung der Respirationsluft ist die Bildung von Lymphnoduli und lymphadenoider Substanz zu betrachten, welche das Material zum Bau der serösen Drüsen liefern.

Die Papillae fungiformes dienen der Feststellung des Geschmacks, also der Genießbarkeit der in die Mundhöhle bereits aufgenommenen Stoffe, die Papillae vallatae und die Randorgane dagegen, befähigt durch das Sekret der serösen Drüsen, vermögen schon aus der Respirationsluft das Vorhandensein von Futterstoffen und die Tauglichkeit eines Gegenstandes als Nahrungsmittel festzustellen, ohne denselben erst in die Mundhöhle aufnehmen und verkauen zu müssen.

Selbst bei ganz weißen Rindern kommt Pigment in der Zungenschleimhaut vor; nicht alle schwarzhaarigen Rinder haben pigmentierte Zungen.

Alle Schafe, welche Pigment in der Haut führen, zeigen auch Pigment in der Zungenschleimhaut.

Am Schlusse vorliegender Arbeit ist es mir ein Bedürfnis, Herrn Professor Dr. phil. F. RÖMER für das mir entgegengebrachte Wohlwollen und die stets bereitwillige Unterstützung bei der Ausführung dieser Arbeit meinen herzlichsten und dauernden Dank auszusprechen.

---

### Literatur.

- 1) ARNSTEIN, C., Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLI, 1893.
- 2) BEHRENS, W., Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten, Leipzig 1898.
- 3) BOTEZAT, Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel. Biolog. Centralbl., Bd. XXIV, No. 21 u. 22, 1904.
- 4) BOULART, R., et PILLIET, A., Note sur l'organe folié de la langue des Mammifères. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. XXI, 1885.
- 5) BRÜCHER, C., Abhandlung über Verteilung und Anordnung der Geschmackspapillen auf der Zunge der Huftiere. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin u. vergl. Pathol., Bd. X, 1884.
- 6) CSOKOR, Vergleichende histologische Studien über den Bau der Geschmacksorgane der Haussäugetiere. Oesterreich. Vierteljahrsschr. f. wissenschaft. Veterinärkunde, Bd. LXII, 1884.
- 7) DRASCH, O., Histologische und physiologische Studien über das Geschmacksorgan. Sitzungsber. der Akad. der Wiss. Wien, III. Abt., Math.-naturw. Kl., Bd. LXXXVIII, 1883.
- 8) EBNER, v., Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen, Graz 1873.
- 9) GMELIN, Zur Morphologie der Papilla vallata und foliata. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XL, 1892.
- 10) GRIFFIN, L., Sur la reproduction totale ou partielle de l'appareil folié du lapin et des papilles calyciformes. Arch. ital. de Biol., Vol. V, 1884.
- 11) HERMANN, F., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Geschmacksorgans beim Kaninchen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXIV, 1885.
- 12) HÖNIGSCHMIED, J., Kleine Beiträge betreffend die Anordnung der Geschmacksknospen bei den Säugetieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.
- 13) HOFFMANN, A., Ueber die Verbreitung der Geschmacksknospen beim Menschen. VIRCHOWS Arch. f. path. Anat., Bd. LXII, 1875.
- 14) LANDOIS, L., Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Wien und Leipzig 1885.



- 15) MAYER, J. C., Ueber die Zunge als Geschmacksorgan. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Nat. Cur., T. XX, P. 2, 1844.
- 16) MÜNCH, FR., Die Topographie der Papillen der Zunge des Menschen und der Säugetiere. Morph. Arb., Bd. VI, 1896.
- 17) OPPEL, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1900.
- 18) RENAULT, J., Traité d'histologie pratique, T. II, Fasc. 1, Paris 1897.
- 19) POULTON, E. B., The tongue of *Parameles nasuta* with some suggestions as to the origin of taste bulbs. Quart. Journ. of Microsc. Sc., Vol. XXIII, 1883.
- 20) TUCKERMAN, F., Further observations on the gustatory of the Mammalia. Journ. of Morph., Vol. VII, 1891.
- 21) WYSS, v., Ueber ein neues Geschmacksorgan auf der Zunge des Kaninchens. Med. Centralbl., 1869.

### Tafelerklärung.

#### Tafel XIX.

Fig. 16. Wallpapille von der Grenze des Drüsenfeldes (vorn). Rind (Uebergangsform).

Fig. 23. Papilla vallata centralis vom Schwein mit sekundären Papillen (Pilzpapillen).

Fig. 30. Schnitt durch 3 nebeneinander liegende Gruben im hinteren Teile eines Randorgans vom Schwein.

Fig. 31. Horizontalschnitt durch eine solche Grube.

Fig. 36. Geteilte Wallpapille vom Hund.

Fig. 37. Wallpapille vom Hund III. Ordnung (aus Pilz- und Fadenpapille).

Fig. 38. Dreifacher Wall einer Wallpapille vom Hund.

Fig. 40. Verkümmerte Pilzpapillen vor dem Frenulum der Katzenzunge (Bodenfläche).

Fig. 45. Schnitt durch ein Randorgan der Katze mit 2 Furchen, Textfig. 44.

Fig. 47. Schnitt durch eine Pilzpapille rückwärts von den Wallpapillen (Hund).

# Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes.

Von

**Hans Petersen**, cand. med.

(Aus dem Anatomischen Institut zu Jena.)

Hierzu Tafel XX—XXII und 4 Figuren im Text.

## Teil I: Oesophagus.

### Einleitung.

Das Darmsystem der niedersten Wirbeltiere, vor allem die Entwicklung seines mikroskopischen Baues ist bisher nicht oft der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Neben älteren Arbeiten, die in allen makroskopischen Verhältnissen reiches Material bieten, war vor allem die EDINGERSche Arbeit (1876) grundlegend. Wenn man das Lehrbuch von OPPEL (1896/97) zu Rate zieht, worin die sämtliche bis 1896/97 erschienene Literatur verarbeitet ist, so fällt einem die Spärlichkeit der Angaben auf, die sich auf Selachier, Ganoiden und Teleostier beziehen, im Vergleich zu dem reichen Tatsachenmaterial, das über die höheren Vertebraten vorliegt. Seitdem sind nur wenige Arbeiten erschienen, und über die Entwicklung der verschiedenen Drüsen und Faltenbildungen ist überhaupt nichts bekannt. „In welcher Weise sich die Ontogenese der stark entwickelten Magendrüsen bei Selachieren abspielt, bedarf noch der Untersuchung. In welcher Weise und in welchen Stadien die mannigfaltigen Faltenbildungen im Darm der Fische sich entwickeln, ist bis jetzt nicht genauer erforscht.“ So lesen wir noch 1902 bei MAURER im Abschnitt über die Entwicklung des Darmsystems im HERTWIGSchen Handbuch.

Als ich von einer Fischdampferfahrt nach dem Skagerrak einiges Material von älteren Acanthias-Embryonen mitbrachte, gab Herr Professor MAURER mir die Anregung, die Entwicklung des

Darmsystems, insbesondere der Schleimhautgebilde, Drüsen und Falten, zu studieren. Das Material erwies sich als wenig ausreichend, und so sammelte ich gelegentlich eines Aufenthaltes an der englischen Südküste von Hastings aus mehr Material, allerdings nur von ausgebildeten, wenn auch jungen Exemplaren, die, sorgfältig konserviert, mir von großem Nutzen beim Studium der fertigen Verhältnisse waren. Vorher hatte Herr Prof. SCHULTZE in Jena noch die Liebenswürdigkeit gehabt, mir einige fast ausgewachsene Exemplare zur Verfügung zu stellen. Endlich erlangte ich noch das nötige embryologische Material auf Helgoland, wo ich auch Studien an frischem Material machen konnte, sowie auch einige wichtige Injektionen ausführte. Auch ausgewachsene Tiere erhielt ich dort.

Dies Material erwies sich als ausreichend zur Lösung der meisten Fragen. Die Entwicklung des lymphoiden Oesophagusorgans, der Magendrüsen und der Darmfalten, sowie die weitere Ausbildung des fingerförmigen Organs konnte ich verfolgen. Den Bau des lymphoiden Organs konnte ich klarstellen, sowie eine ganze Reihe, zum Teil neuer, Beobachtungen über andere Teile des Darmsystems machen.

Die Arbeit wurde im Jenaer Anatomischen Institut ausgeführt, wo ich Herrn Prof. MAURER für Ueberlassung des Platzes, für die nötigen Hilfsmittel, die mir in weitgehendster Weise zur Verfügung standen, endlich für das Interesse und die Förderung, die er meinen Bestrebungen jederzeit in reichstem Maße angedeihen ließ, zu aufrichtigem Danke verpflichtet bin. Allen denen, die mir bei Beschaffung des Materials behilflich waren, insbesondere den Herren an der biologischen Station auf Helgoland, möchte ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank sagen. Herrn Professor LEHMANN in Altona möchte ich danken, daß ich in den Ferien im Altonaer Museum arbeiten konnte. Endlich bin ich auch Herrn Professor LUBOSCH für manchen Rat und manche Unterstützung verpflichtet.

Den Stoff möchte ich so einteilen, daß ich nach Voraus-schickung einer allgemeinen orientierenden Uebersicht über den Bau des Darmes der Selachier zunächst die vorhandene Literatur bespreche, worauf ich nach kurzer Erörterung der angewandten Methoden zur Materie selbst komme, die sich nach der Natur der Sache in eine Besprechung der Speiseröhre, des Magens und des Spiral- nebst Enddarms gliedert.



### Orientierende Uebersicht über den Selachierdarm.

Hinter dem Kiemenkorb, ventral an die Copula des letzten Kiemenbogens, dorsal an die Schädelkapsel angeheftet, beginnt der Darm mit dem wohlausgebildeten Oesophagus. Er scheint bei allen Selachiern vorhanden zu sein, im Gegensatz zu Knochenfischen, wo er oft außerordentlich kurz ist und oft nur an der Besonderheit des Epithels zu erkennen ist, wo auch oft der ganze Vorderdarm rückgebildet ist, indem der Ductus choledochus dicht hinter dem Kiemenkorb in den Darm einmündet. Er liegt in der Leibeshöhle und ist demgemäß außen mit einer Serosa überkleidet. Im Anfang überzieht diese nur die ventrale Hälfte; er ist breit dem Dache der Bauchhöhle angeheftet, während am kaudalen Abschnitt ein deutliches Mesenterium zur Ausbildung gelangt. Unter der Serosa liegt eine wohlausgebildete Muskulatur. Zwischen dieser und der unmittelbar dem Epithel anliegenden Bindegewebsschicht befindet sich das zuerst von LEYDIG eingehender beschriebene, deshalb auch oft „LEYDIGSches“ genannte lymphoide Organ. Die schon erwähnte derbfaserige Schicht schließt diese Bildung nach dem Epithel hin ab und nimmt dieselbe Lage ein wie die Tunica muscularis mucosae, die an der Cardia an ihre Stelle tritt. Ich werde sie mit dem Ausdruck Randschicht bezeichnen und die sie zusammensetzenden Fasern Randfasern, da sie vom Rande her in das lymphoide Organ eindringen und da die ganze Schicht die lymphoiden Massen vom Epithel trennt. Zwischen dieser Schicht und dem Epithel liegt ein etwas lockereres Gewebe mit zahlreichen Kapillaren, die eigentliche Mucosa, auf die das mit einer dicken Basalmembran versehene Epithel folgt.

Dem Oesophagus, als eine Erweiterung, schließt sich der Magen an. Die Uebergangsstelle, die Cardia, bietet charakteristische Befunde. Es beginnt das typische Magenepithel mit dem zum „Pfropf“<sup>1)</sup> ausgebildeten oberen Ende. Magengrübchen und zahlreiche schlauchförmige Drüsen senken sich in das darunter liegende, ernährende, und deshalb mit Blutgefäßen reich versehene

---

1) Dieser Ausdruck, von BIEDERMANN 1875 (siehe OPPEL, Lehrbuch, Bd. I) geprägt, bezeichnet meines Erachtens dieses Organ prägnanter, als die meist gebrauchte Bezeichnung: Oberende. Es gelang mir z. B. durch Mazeration in MÜLLERScher Flüssigkeit beim Magen einer jungen *Rana esculenta*, den „Pfropf“ zum Ausfallen zu bringen. Man sah die ausgefallenen Pfröpfe und das becherförmig gestaltete obere Ende der Zelle, wo der Pfropf gegessen hatte.

Bindegewebe ein. Die Schichten sind dieselben wie im Oesophagus, nur daß, wie schon erwähnt, eine wohlausgebildete *Muscularis mucosae* vorhanden ist.

Der Magen hat die Form eines U-förmig gebogenen Rohres, und wir werden deshalb einen absteigenden und einen aufsteigenden Schenkel zu unterscheiden haben. Ein Magenblindsack, wie er bei manchen Teleostiern (z. B. Aalen, *Anguilla* und *Conger*) sich findet, besteht nicht. Im letzten Teile des aufsteigenden Schenkels fehlen die Magendrüsen, die Magengrübchen bestehen in einer etwas modifizierten Form allein fort.

Am Pylorus, oder kurz vorher, biegt der aufsteigende Magenteil wieder um und geht in den Darm über. Nicht gleich beginnt der Spiraldarm, sondern ein Vorhof, die *Bursa pylorica* (GEGENBAUR) ist eingeschaltet, in den die Ausführungsgänge von Leber und Pankreas einmünden, und wo während des embryonalen Lebens die Kommunikation des Darmes mit dem Dottersack sich befindet. An den Spiraldarm schließt sich ein kurzer Enddarm, der in die Kloake mündet. An oder kurz vor dieser Ausmündung findet sich ein eigentümliches drüsiges Organ, das „fingerförmige Organ“, von einigen für ein Homologon des Blinddarms gehalten.

Lange Zeit während des embryonalen Lebens sind Oesophagus und Enddarm durch Konfluieren des Epithels geschlossen. Die übrigen Teile des Darmes besitzen während dieser Zeit (Länge bis 70 mm, *Acanthias*) ein einschichtiges Epithel, im Magen höher, im Spiraldarm, der schon fertig ist, niedriger. Die Cardia bleibt am längsten geschlossen. Zuerst entwickeln sich die Falten der Darmschleimhaut, später die Magendrüsen, an die sich zuletzt, sehr spät, die Magenkrypten anschließen. Das lymphoide Organ erscheint ungefähr zu gleicher Zeit mit den Darmfalten. Wie alle diese Vorgänge im einzelnen sich abspielen, werden wir im speziellen Teil sehen.

Die Behandlung der einzelnen Themata ist etwas ungleich. Während Oesophagus und Magen sich einer relativ eingehenden Behandlung erfreuen, sind die übrigen Teile verhältnismäßig schlecht weggekommen. Zeit, Material, sowie die beim Studium der Literatur und der Objekte auftauchenden Fragen haben es so gefügt. Doch hoffe ich mit dem Gebotenen einige Lücken in unserer Kenntnis auszufüllen; auch werden wir sehen, wie manches in der mikroskopischen Anatomie dieser niederen Wirbeltiere noch der Lösung und einer an reichhaltigem Material vorgenommenen Durcharbeitung bedarf.

### Uebersicht der Literatur.

Der makroskopisch sichtbare Bau des Darmkanals der Selachier ist schon lange und in fast allen Einzelheiten erforscht, und die Anzahl der Arten, die diesen Studien dienten, ist eine beträchtliche. Es erübrigt sich hier, diese ältere Literatur im einzelnen anzuführen. In dem Lehrbuch von OPPEL, auf das hinzuweisen ich noch oftmals Gelegenheit haben werde, findet sie sich zusammengestellt. Außer dem Handbuch der Zootomie von SIEBOLD und STANNIUS (1854) habe ich sie nicht eingesehen. Eine außerordentliche Menge von Einzelheiten ist angegeben. Arbeiten, die sich speziell mit dem Darm der Selachier beschäftigen, sind mir aus dieser Zeit nicht bekannt.

Unsere Kenntnis vom mikroskopischen Bau des Selachierdarms geht auf eine Arbeit von LEYDIG (1852) zurück: „Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie“, in der auch dem Verdauungsapparat ein Kapitel gewidmet ist: er erwähnt die Längsfaltung der Oesophagus-schleimhaut und konstatiert die Tatsache, daß die Muskulatur im Oesophagus aus quergestreiften Fasern besteht. Das Lymphorgan des Oesophagus beschreibt er genauer, bei Torpedo, Scyllium und Scymnus findet er es, die Schicht, in der es sich findet, gibt er richtig an. Dann: „Es entspricht diese weiße, zwischen Muskel und Schleimhaut gelagerte Masse nach ihrer Struktur der weißlichen Drüsensubstanz in der Augenhöhle und der Rachen-schleimhaut von Chimaera.“ Leider hatte ich nicht Gelegenheit, auf dieses interessante Tier meine Studien auszudehnen, da mir brauchbares Material nicht zur Verfügung stand. Vom Magen konstatiert LEYDIG das Vorhandensein einer glatten Muskulatur, sowie die Drüsen, die gegen den Pylorus zu aufhören. Magen-drüsen und übrige Drüsen werden dann kurz beschrieben. Dem fingerförmigen Organ ist ein längerer Abschnitt gewidmet.

Im Jahre 1877 erschien eine Arbeit EDINGERS „Ueber die Schleimhaut des Fischdarms“, in der zum ersten Male vergleichende Betrachtungen über den mikroskopischen Bau des Darmes sowohl von Selachiern, als auch von Ganoiden und Teleostiern angestellt wurden, eine Arbeit, die grundlegend für alle weiteren Forschungen auf diesem Gebiete wurde. Die Hauptsachen werden im allgemeinen richtig beschrieben, viele Einzelheiten aber, wohl auch in Anbetracht der Unvollkommenheit der



damaligen Technik, unrichtig gedeutet. Das wesentlichste Ergebnis ist die Ableitung der Oberflächengestaltungen, Krypten und Drüsen aus der Kombination von Längs- und Querfalten, eine Auffassung, auf die sich auch später BIZZOZERO bezog, als er seine Theorie über die Regeneration des Oberflächenepithels im Darm aufstellte, und hierbei die Basis der Falten im Darm der Fische mit dem Grunde der LIEBERKÜHNSCHEN Drüsen in Parallele setzte. Noch in der letzten Auflage des WIEDERSHEIMSCHEN Lehrbuches (1906) findet diese Ableitung Berücksichtigung, und EDINGERSCHE Abbildungen sind reproduziert. „Das Darmrohr der ältesten Wirbeltiere und das der Embryonen höherer ist glatt an seiner Oberfläche. Die ersten Oberflächenvergrößerungen treten in der Bildung von Längsfalten auf (Petromyzon), Darmkrypten entstanden, als die Bildung von den Längsfalten entstammenden Querfalten begann, welche von einer Längsfalte zur anderen ziehen. Diese Uebergangsformen zu eigentlichen Blindsäcken aus langen Buchten finden sich bei Selachiern, Ganoiden und einigen Teleostiern. Eine reichlichere Ausbildung der Maschen hat zuerst im Magen, später auch auf der Mitteldarmschleimhaut enge schlauchförmige Krypten erzeugt. Diese höchste Form der Faltenentwicklung, welche sich bis zu den Säugetieren erhält, ist bei niederen Fischen noch selten und selbst bei Teleostiern noch keineswegs konstant.“ Wir werden uns noch später bei Besprechung des Magens und des Darmes mit dieser Theorie des näheren zu beschäftigen haben. Was den Oesophagus anbetrifft, so homologisiert er das lymphoide Organ mit den Follikeln der Darmschleimhaut der anderen Vertebraten, und die Auffassung der die lymphoiden Zellmassen umgebenden und durchziehenden weiten Sinus als dem Lymphgefäßsystem zugehörige Bildungen hat sich bis in die neueste Zeit erhalten. Die Angaben über das Epithel des Oesophagus werde ich als richtig bestätigen können.

In dem Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere von OPPEL (1897) ist der Stand unserer Kenntnisse auch über das Darmsystem der Selachier niedergelegt. Da die gesamte bis dahin (1897) erschienene Literatur darin verarbeitet und ausgiebig zitiert ist, habe ich es nicht für nötig befunden, sie im Original einzusehen. Es sind ihrer auch nur wenige. SAPPEY (1880), MOREAU (1881), AYERS (1885), PILLET (1885), CATTANEO (1886 und 1887), P. MAYER (1888), der die Sphinkteren der

Venen und Lymphgefäße beschreibt; endlich sind OPPELS eigene Untersuchungen zu nennen. Der Magen mit seinen Drüsen wird am eingehendsten behandelt, und über eine größere Anzahl von Arten sind Angaben vorhanden. Chimaera sollen Magendrüsen fehlen, aber „eine gründliche mikroskopische Untersuchung wäre hier dringend zu wünschen“ (OPPEL). Der Oesophagus ist weniger eingehend behandelt, der Spiraldarm in seinen feinsten Details so gut wie gar nicht. Unsere Kenntnis des LEYDIGSchen Organs wird nicht weiter gefördert, als dies schon durch LEYDIG und EDINGER geschehen war. AYERS vergleicht es mit der Thymus, PILLET mit dem adenoiden Gewebe, das sich im Isthmus pharyngis bei höheren Evertibraten findet. OPPEL läßt es offen, ob wir es überhaupt mit einem lymphoiden Organ zu tun haben, und denkt an eine andere, „vielleicht blutbildende Funktion“, was doch wohl heißen soll, daß Erythrocyten hier ihren Ursprung nehmen. Ferner weist er darauf hin, daß das Organ schon vermöge seiner Lage (im Oesophagus und nicht im Darm) „nicht direkt den Knötchenbildungen im Darm höherer Vertebraten gleichgestellt werden kann“. Eine eigenartige Beschreibung gibt MOREAU, indem er von Zellen und Granulationen spricht, die zum Teil frei, zum Teil in „Blasen“ eingeschlossen wären. Zu jeder dieser „Blasen“ solle ein Lymphgefäß verlaufen. Welche tatsächlichen Verhältnisse zu dieser Deutung Anlaß gegeben haben, ist mir unklar.

Seit dem Erscheinen des OPPELSchen Lehrbuches haben nur wenige Autoren über das Darmsystem der Selachier gearbeitet. RÜCKERT (1896) und P. MAYER (1897) unterzogen die Entstehung der Spiralwindung im Darm einer genauen Untersuchung. Dieser ist schon fertig ausgebildet, ehe die histologische Differenzierung beginnt. Für die von mir hier zu behandelnden Fragen kommen diese Arbeiten also nicht in Betracht. Das lymphoide Organ machte sich A. DZWINA zum Objekt ihrer Studien 1904 ff. Es wird als solches gewürdigt, d. h. als Ausgangspunkt von weißen Blutkörperchen. Das Reticulum wird richtig als aus anastomosierenden Zellen beschrieben. Granulazellen sind nach ihr die charakteristischen Zellen, und die verschiedenen Zellformen, die ich nachher zu unterscheiden haben werde, kann man hier auch beschrieben finden. Die Beziehungen dieser Zellen zueinander finden keine Berücksichtigung. Den Hauptteil machen farbenanalytische Studien aus, und die verschiedenen Färbungsergebnisse bei verschiedenen Selachiern werden miteinander verglichen. Ueber

das Schicksal der Zellen und ihre Beziehung zur Umgebung finden sich keine Angaben. Was die Angaben über die Schichten des Oesophagus anbetrifft, so habe ich mich nicht in der Lage gefunden, die Angaben zu bestätigen. Es werden von Galeus canis folgende 9 (!) Schichten aufgezählt: 1) un épithélium cylendrique, 2) une couche de tissu conjonctif assez serré, à éléments lymphoïdes rares, 3) une forte couche de muscularis mucosae, 4) une nouvelle couche de tissu conjonctif lâche, 5) une large bande de tissu lymphoïde, organe de LEYDIG, 6) une couche de tissu conjonctif lâche, 7) une couche circulaire de muscle lisse, 8) une couche circulaire de muscle striée, 9) une couche longitudinale musculaire. No. 3 besteht aus Bindegewebe, No. 4, 5, 6 sind Submucosa, in die dorsal und ventral das lymphoide Organ eingelagert ist. Ueber die Muskulatur habe ich mich im speziellen Teil noch zu äußern.

YUNG (1899) gibt eine ausführliche Beschreibung der Darm-schleimhaut von Scyllium canicula.

VIALLETON gibt 1902 eine sehr sorgfältige Beschreibung des Blutgefäß- und Lymphgefäßsystems des Darmes von Torpedo marmorata.

LAGUESSE schildert die Entwicklung des Bindegewebes in der Kapsel der Milz von Acanthias vulgaris.

Was die Schleimhaut des ganzen Darmes anbetrifft, so haben REDECKE (1900) und KOLSTER (1907) unsere Kenntnis derselben gefördert.

REDECKE stellte seine Untersuchungen an einem ausgedehnten Material an. Wie schon CATTANEO zieht auch er die Gültigkeit der EDINGERSchen Theorie für den Magen und seine Drüsen in Zweifel.

KOLSTER beschreibt den Magen von Centrophorus granulosus. Einige entwicklungsgeschichtliche Notizen sowie das Vorkommen von anders gearteten Zellen im Verbande des gewöhnlichen Magen-epithels sind von Interesse.

Ueber die histologische Differenzierung der verschiedenen, im allgemeinen, wie wir sehen, ganz gut bekannten Verhältnisse habe ich Angaben nicht finden können. Eine Arbeit von KREUTER (1903) beschäftigt sich mit dem embryonalen Oesophagusverschluß und bestimmt den Zeitpunkt des Eintretens und Aufhörens dieser Epithelverwachsung genauer.

WEINLAND (1900 und 1901) macht einige Angaben über die Physiologie der betreffenden Organe.



### Material und Methoden.

Wie ich schon anfangs kurz erwähnt habe, bestand mein erstes Material in einigen jüngeren (60 mm)<sup>1)</sup> und einigen älteren (190 mm) Embryonen von *Acanthias vulgaris*, die in Sublimat und in Formol konserviert waren. An erwachsenen Exemplaren standen mir einige 5—6 größere und kleinere 60—90 cm lange Tiere zur Verfügung; einige jüngere (50 cm) Exemplare von *Raja radiata* und *batis*, alles in Formol konserviert und meist nur für makroskopische Zwecke brauchbar. Die Muskulatur des Darmes war an allen diesen vorzüglich erhalten, besser fixiert (ohne jede Schrumpfung) als die späteren nach histologischen Gesichtspunkten behandelten Objekte. Alles das hatte ich auf einer Fischdampftour im Skagerrak gesammelt. Dazu kamen einige kleinere (45 mm) Embryonen von *Acanthias*, die Herr Prof. LUBOSCH so freundlich war mir zur Verfügung zu stellen, und 2 große, fast ausgebildete, die ich von Herrn Prof. L. SCHULTZE in Jena erhielt. Wesentlichen Fortschritt machte die Arbeit, als ich von Hastings aus auf einem englischen Fischkutter reichliches Material von jüngeren ausgebildeten Tieren sammelte, das diesmal nach allen Regeln der histologischen Technik konserviert wurde. Die nötigen Embryonalstadien erhielt ich im Frühjahr 1907 während eines Aufenthaltes auf Helgoland, wo ich auch erwachsene Tiere erlangte und auch einige für die Aufklärung der Sinus des lymphoiden Organs wichtige Injektionen machen konnte.

Material lag mir von folgenden Arten vor:

- 1) *Acanthias vulgaris*, zahlreiche fertige Tiere und Embryonen jeder Größe von 45 mm an;
- 2) *Galeus canis*, 1 junges Tier von Hastings, 2 große Embryonen von Helgoland;
- 3) *Scyllium stellare*, 2 Exemplare (Hastings);
- 4) *Squatina angelus*, 2 Exemplare (Hastings);
- 5) *Raja clavata*, zahlreiche große und kleine Exemplare;
- 6) *Raja radiata*, (Formolexemplare von Skagen);
- 7) *Raja batis* (Formolexemplare von Skagen).

Meist hatte ich nur den Darm aufgehoben.

Die Konservierung war, wie schon oben erwähnt, zum Teil Formol, das, wenn man nichts anderes zur Verfügung hat, immer

---

1) Alle Angaben sind von der Schnauzenspitze bis zum Ende der Schwanzflosse gerechnet.

noch bessere Resultate gibt als Alkohol von 70 Proz. z. B. An dem nach histologischen Gesichtspunkten konservierten Material waren die verschiedensten Fixierungsmittel verwandt, so daß, wenn ich mehrere Exemplare hatte, mehrere Flüssigkeiten in Anwendung kamen.

Konzentrierte Sublimatlösung (meist mit NaCl-Zusatz, also von 5 Proz. aufwärts bis 15 Proz. Sublimatgehalt), mit Essigsäure angesäuert, hat mir vorzügliche Resultate gegeben. Für die feinsten histologischen Zwecke möchte ich lieber die ZENKERSche Flüssigkeit, passend mit Formol (5—10 auf 100 unmittelbar vor dem Gebrauch) versetzt, empfehlen. Auch Kalibichromat-Formol und Pikroformol nach BOUIN hat mir prachtvolle Präparate gegeben, während ich mit FLEMMINGScher Flüssigkeit nichts Brauchbares zu stande gebracht habe, Besseres mit Chromessigsäure.

Für Magendrösen und Epithel sind Sublimatgemische vorzuziehen (sehr schön die GILSONsche Flüssigkeit)<sup>1)</sup>, während für das bei Selachiern durchaus nicht leicht in größeren Stücken gut zu fixierende Darmepithel (es löst sich leicht ab und wird leicht sehr spröde) Pikroformol das Beste war.

Die Embryonen, die ich von der biologischen Station in Helgoland erwarb, waren in Sublimat und in der ZENKERSchen Flüssigkeit fixiert und meistens brauchbar. Ein vollkommen erwachsener Embryo (Dottersack gänzlich in die Bauchhöhle aufgenommen), den ich von Herrn Dr. V. FRANZ in Helgoland erhielt, war mit 10 : 100 Formol unter Eisessigzusatz behandelt, und obgleich nicht aufgeschnitten, doch gut konserviert. Dies Gemisch dringt also leicht ein. Ich möchte hier konstatieren, daß, wenn man größere Wirbeltierembryonen (von 5 cm Länge an) in den mit Recht so sehr beliebten Sublimatgemischen fixiert — auch sonst ist es immer sicherer — man die Bauchhöhle breit eröffnet und womöglich kleine Einschnitte in die Wand des Darmkanals macht. Auf diese Weise kann man sich vor Mißerfolgen schützen. Außer den Bauchdecken braucht nichts verletzt zu sein; die in der Bauchhöhle liegenden Organe kann man nur so mit Sicherheit brauchbar fixieren.

Die Darmwand wird in ihrem Zusammenhang sowohl, als auch die einzelnen Elemente unvergleichlich viel besser konserviert, wenn

---

1) Alkohol absol. 30, Eisessig 30, Chloroform 30, Sublimat bis zur Sättigung (etwa 20 Proz.).

die Fixierungsflüssigkeit direkt aufs Epithel trifft, als wenn sie von außen her ins Lumen vordringen muß.

Die Objekte wurden an gefärbten Schnittbildern studiert, überall aber die makroskopischen Verhältnisse berücksichtigt, was mich vor manchen Täuschungen bewahrt hat. Um die Oberflächenbilder der Schleimhaut zu studieren, warf ich mittelst einer Stativlupe einen Lichtkegel von einem Auerbrenner auf das in Glyzerin oder Wasser befindliche Objekt, das mit dem Objektiv a\* von Zeiß betrachtet wurde. Letzteres System ist überhaupt für das Arbeiten mit schwachen Vergrößerungen unvergleichlich.

Eingebettet habe ich meist in Paraffin, in einigen Fällen Muskulatur auch in Celloidin; bei den Oesophagusarten eines 1,20 m langen (trächtigen) *Acanthias*weibchens leistete mir die Doppeleinbettung von Celloidin über Chloroform in Paraffin gute Dienste, da nur dann das harte Bindegewebe der „fibrösen Randschicht“ schneidbar war.

Färbungen habe ich eine große Anzahl versucht. Hämatoxylin nach HANSEN, Hämalan nach P. MAYER und nach APÁTHY (I A) genügt eigentlich in allen Fällen, wenn man es mit einer passenden Plasmafarbe kombiniert. Manchmal färbte ich vorher mit Boraxkarmin durch. Safranin in Anilinwasserlösung habe ich so angewandt, daß ich nach 1—24-stündiger Färbung nicht so weit differenzierte, bis alles außer dem Chromatin entfärbt war, sondern vorher Halt machte; auf diese Weise habe ich einige wunderschöne Präparate des Magenepithels, der Magendrüsen und des sie umhüllenden Bindegewebes erhalten. Wasserblau-Safranin nach UNNA kann ich nur empfehlen. Mit anderen Kernfarbstoffen habe ich meist nicht lange herumexperimentiert, da sie nur kompliziert anzuwenden sind und durchaus keine besseren Resultate geben als eine gute Hämatoxylinfärbung.

Die HEIDENHAINsche Ferrialaunhämatoxylinfärbung habe ich natürlich auch verwandt. Passend und sorgfältig differenziert, gibt sie zugleich die schönsten Protoplasmafärbungen.

Als Protoplasmafärbung reichen für die meisten Zwecke Eosin, Orange G, Fuchsin S oder Pikrinsäure<sup>1)</sup> aus. Für das lymphoide Oesophagusorgan habe ich in weitgehendem Maße die Kombination

1) Für Serien habe ich gern Pikrinsäure verwandt, da sie ein rasches Arbeiten gestattet, indem sie die Hämatoxyлиндifferenzierung überflüssig macht. Alle Plasmafarben mit Formolzusatz, was die Färbekraft erhöht.



von Fuchsin S-Orange G nach SQUIRE<sup>1)</sup> angewandt. Mit einer guten Hämatoxylinfärbung<sup>2)</sup> kombiniert, ist sie für viele Zwecke ein guter Ersatz für die kapriziöse und komplizierte BIONDI-EHRlich-HEIDENHAINsche Dreifarbenfärbung, wie dies auch THOMÉ (1903) fand.

Für die Bindegewebsfibrillen habe ich mancherlei Methoden verwandt. VAN GIESON, MALLORY-STÖHRsches phosphormolybdänsaures Hämatoxylin, Pikronigrosin nach SCHAFER gaben gute Resultate. Für besondere Fibrillen, die im speziellen Teil näher besprochen werden sollen, habe ich die GRAMsche Bakterienfärbung mit oder ohne Orange G-Vorfärbung (mindestens 24 Stunden) mit Erfolg verwandt.

Die Zeichnungen wurden mit Hilfe des ABBESchen Zeichenapparates von mir selbst gemacht, das Zeichenpapier lag in der Höhe des Objektisches.

### Spezieller Teil.

Das allgemeine Verhalten des Oesophagus habe ich schon oben geschildert, und so kann ich hier gleich auf die Beschreibung der Einzelheiten in Bau und Entwicklung eingehen.

Die Serosa bietet nichts Besonderes. Nur große Nervenstämme sind zu erwähnen, die, aus dem Vagus stammend, an der dorsalen Seite links und rechts von der Ansatzstelle des Mesenteriums hinziehen, von dort auf der Muskulatur des Oesophagus und des Magens sich verbreiten, wo sie ihr Endgebiet erreichen.

Bei allen Selachiern, die ich untersuchen konnte, findet sich zu äußerst eine mächtige Ringlage quergestreifter Fasern, die auch noch auf einem großen Teil des Magens die äußerste Schicht bildet. In der Literatur finden sich mancherlei Angaben (SAPPEY, OPPEL, DRZWINA) über eine äußere Längsschicht. PILLIET allerdings erwähnt nichts von einer solchen, sondern nennt als dritte

---

1) Siehe LEE, The Microtometist's Vademecum, London, Churchill, 1906.

2) Gut differenziert oder mit dünner APÄTHY I A-Lösung progressiv gefärbt. Ich wende alle Hämatoxylinfärbungen in stark essigsaurer Lösung an, was die Färbung beschleunigt und die Lösung lange haltbar macht. Auch zur HEIDENHAIN-Färbung setze ich Essigsäure zu. Die Lösungen müssen immer braunrot, niemals blau oder blauviolett aussehen.

Schicht der Oesophaguswandung von *Torpedo* „eine dünne Schicht glatter Ringfasern, verdoppelt durch eine ebenfalls ringförmig verlaufende Schicht quergestreifter Fasern“ (zit. nach OPPEL). In den meisten Fällen werden wohl auf Längsschnitten mitgetroffene Nervenbündel als Längsmuskulatur imponiert haben. OPPEL bildet einen Oesophagusschnitt aus der Nähe der Cardia von *Raja asterias* (radiata) ab und eine dünne Längsschicht von Muskelfasern. Nun ist der Anfang der äußeren Längsschicht bei der Gattung *Raja* (clavata, radiata, batis) weiter gegen die Cardia zu verschoben, als dies bei *Acanthias* der Fall ist. Diese Verhältnisse sind bei verschiedenen Individuen überhaupt etwas variabel; außerdem beschreibt LEYDIG glatte Muskelfasern im Mesenterium, und diese mögen auch wohl mal im Bereich der Darmserosa in verschiedener Weise die eigentliche Muscularis des Tractus intestinalis überlagern. Wie dem nun sei, jedenfalls erscheint es gewagt, einem erfahrenen Beobachter wie OPPEL eine Verwechslung von Muskel- und Nervenelementen im mikroskopischen Bilde unterzuschieben.

Die Regel ist jedenfalls bei *Acanthias*, *Raja*, *Scyllium*, *Squatina* und *Galeus* eine äußere Ringschicht mächtiger quergestreifter Fasern. Im Anfangsteil des Oesophagus ist diese Muskulatur in besonderer Weise ausgebildet. Die Fasern verlaufen nämlich nicht nur genau ringförmig und einander parallel, sondern kreuzen sich zum Teil. Eine dorsale und eine ventrale Raphe, die sich an die Schädelkapselbasis und an die Copula des letzten Kiemenbogens ansetzen, sind auf eine kurze Strecke weit unterscheidbar. Auch an den eben erwähnten Skelettelementen entspringen und inserieren Muskelfasern. Man findet also eine erste Andeutung dessen, was man einen Pharynx nennen könnte, womit aber nicht gesagt sein soll, daß diese Bildung dem Pharynx anderer Wirbeltiere homolog ist.

Nach innen von der eben beschriebenen Ringschicht findet sich eine Längsschicht ebenfalls quergestreifter Muskulatur. Sie erscheint in individuell etwas wechselnder Weise analwärts von der pharynxähnlichen Bildung.

Eine sehr dünne Schicht glatter Ringmuskulatur habe ich einwärts von der eben erwähnten bei *Acanthias* stets gefunden. Eine Muscularis mucosae fehlt im Oesophagus, tritt aber an der Cardia auf, wo sie die schon in der allgemeinen Uebersicht erwähnte fibröse Randschicht ersetzt.

Ueber einen großen Teil des Magens bestehen, was die Mus-

kulatur anbetrifft, dieselben Verhältnisse wie im Magen. In der kaudalen Hälfte des absteigenden Magenschenkels ändert sich dies.

Es erscheint eine glatte Längsmuskulatur auf der quergestreiften Ringschicht. Die quergestreifte Längsschicht verschwindet. Die auf dieser liegende glatte (bis dahin sehr wenig mächtige) Schicht nimmt an Dicke zu, die quergestreifte Ringmuskulatur, die noch eine Strecke weit unter der äußeren Längs-

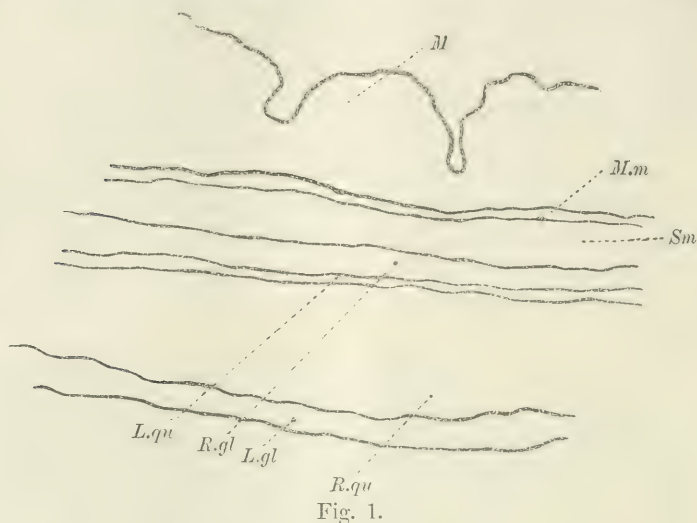


Fig. 1.

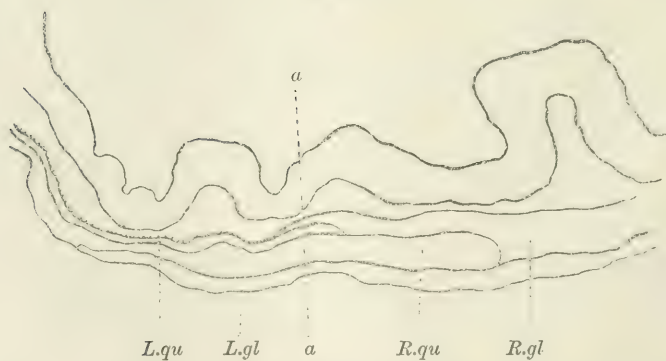


Fig. 2.

Fig. 1. Uebergangsstelle der Muskulatur. Magen. *Acanthias vulgaris*. *L.qu* Längsschicht quergestreift, *L.gl* Längsschicht glatt, *R.qu* Ringschicht quergestreift, *R.gl* Ringschicht glatt, *Sm* Submucosa, *M.m* Muscularis mucosae, *M* Schleimhaut. Vergr. a\*, 2.

Fig. 2. Dasselbe im Längsschnitt. *a . . . . a* Stelle des Querschnittes. Die punktierte Linie bedeutet die mit *R.gl* bezeichnete glatte Ringschicht, die als äußerst dünne Lage im Bereiche des ganzen Magens und Oesophagus sich findet. Vergr. a\*, 2, schwächer als Fig. 1.



schicht fortbesteht, ersetzend. Hierbei findet nirgends ein allmählicher Uebergang statt, überall sind scharfe Grenzen zu sehen (Textfig. 1 und 2). Die innere glatte Ringschicht nimmt immer mehr an Dicke zu und wird am Pylorus zum Sphincter pylori. Der Wechsel der Verlaufsrichtung der äußeren Schichten ist auch makroskopisch gut erkennbar. Auch die letzten Ausläufer des N. vagus treten mit der quergestreiften Ringschicht in die Tiefe. Es hat also den Anschein, als ob nur die quergestreifte Muskulatur, die sich also, wenigstens bei *Acanthias*, noch weit auf den Magen erstreckt, unter dem Einfluß des Nervus vagus steht.

Die Muskulatur bildet den einen funktionell wichtigen Teil des Darmrohres, ihr gegenüber können wir alle einwärts von dieser gelegenen Schichten als Schleimhaut zusammenfassen. Diese bildet auch allein das Relief der Innenfläche des Darmes, woran jene nicht teilnimmt. Im allgemeinen findet man im Oesophagus Längsfalten (vergl. OPPEL, EDINGER, STANNIUS). Bei *Acanthias* findet



Fig. 3. Zotten aus dem Oesophagus von *Acanthias*, etwas vergrößert, siehe die Maße im Text.

man Zotten. Bei *Selache maxima* sollen solche Gebilde auch vorkommen, aber auf einen Krauz um die Cardia beschränkt sein (OVEN nach OPPEL). Bei *Acanthias* (wo ich sie allein gesehen habe) sind sie sehr kompliziert und große Gebilde (Fig. 3). Bei einem großen Exemplar, einem ungefähr 1,20 m langen

trächtigen Weibchen, hatten sie an der Basis einen Umfang von 12—13 mm, eine Länge von 9—10 mm und einen Durchmesser von 4 mm. Eine Zotte besaß 2 Hauptspitzen und 41 kleine und kleinste Nebenspitzen, war 7 mm hoch, 4 mm im Durchmesser und maß 10 mm im Umfang. Wie die Abbildung (Textfig. 3) zeigt, sind sie verzweigt, und die großen sind an der Basis von einem Kranz von kleinen Zotten umgeben, mitunter haben sie eine Hauptspitze, mitunter zwei und mehr. Auch solche mit abgerundetem Ende kommen vor, doch scheint das die Folge von Verletzungen zu sein, denen sie ja im reichsten Maße ausgesetzt sind, da dauernd harte und dabei sich heftig bewegende Nahrungstiere verschluckt werden. Im frischen Zustande sind sie ziemlich weich; sie sind alle nach hinten gerichtet.

Der Apparat ist als eine Art Gitter gedeutet worden, das der lebend verschluckten Nahrung den Rückweg versperren soll, eine Erklärung, die ja ganz einleuchtend ist. Es ist aber nicht einzusehen, warum sie gerade nur bei *Acanthias* sich findet, die Nahrung ist nicht verschieden von derjenigen verwandter Formen. Ich notiere z. B. von einem kleinen, ungefähr halbmeterlangen *Acanthias*:

3 kleine Gadiden von ca. 15 cm Länge nebst Resten von  
Portunus und Pagurus,  
und bei einem kleinen Rochen (*Raja batis*):

6 Crangon und Muschelschalen,  
wobei ich mich erinnere, auch Fische recht beträchtlicher Größe bei Rochen im Magen gesehen zu haben. Was diese Zotten aber sonst für eine spezielle Funktion haben können, ist mir unklar.

Sie entwickeln sich aus Längsfalten. Wenn der Oesophagus sich wieder geöffnet hat (vergl. KREUTER), was, am kranialen Ende beginnend, nach der Cardia fortschreitend zu geschehen pflegt, erhebt sich die Schleimhaut, mit der Oeffnung des Lumens gleichen Schritt haltend, in Längsfalten (Textfig. 4). Diese wachsen an einigen Stellen stärker in die Höhe. Sieht man in diesem Stadium den Oesophagus von der Fläche an (Taf. XX, Fig. 4), so erkennt man Längsfalten, die in regelmäßigen Abständen knötchenförmig angeschwollen sind. Diese Knoten wachsen immer mehr, so daß man bald nichts mehr von kontinuierlichen Falten sieht, sondern Reihen von kubischen Erhebungen. Diese gestalten sich immer mehr aus, die Fortsätze an der Basis bilden selbständige Zotten, und so ist am alten Tier von einer Anordnung in Reihen nichts mehr zu sehen, aber noch am jungen Tier ist

diese Anordnung deutlich. Wir sehen also auch hier, wie das Ältere und Allgemeinere als embryonales Durchgangsstadium des Weiterentwickelten und Komplizierteren erscheint.

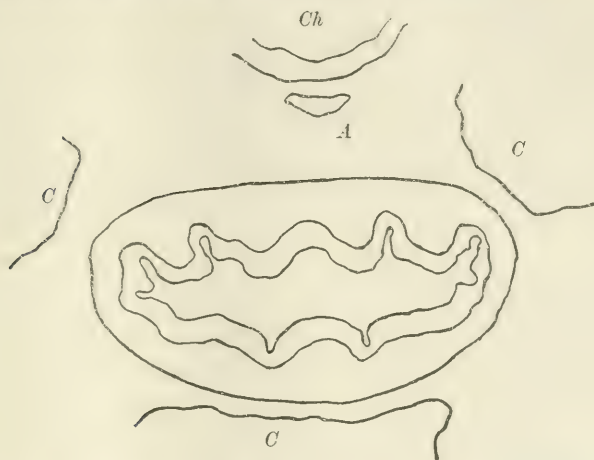


Fig. 4. Oesophagus. Acanthias-Embryo, 45 mm. Schnitt nahe dem Kopf. Zeigt schon weiter entwickelte Falten sowie die Lage in der Leibeshöhle. C Cölon, A Aorta, Ch Chorda dorsalis mit Scheide.

An die Muskulatur des Oesophagus nach innen zu schließt sich lymphoides Gewebe an, das, ungeheuer reich entwickelt, das lymphoide oder LEYDIGSche Organ bildet. In der literarischen Uebersicht habe ich gezeigt, wie verschiedene Angaben und Ansichten über dieses Organ herrschen. Das lag zum Teil am Objekt. Bei Rajiden und den meisten Haien Scyllium, Galeus, Pristiurus, Scymnus (LEYDIG) sowie bei Squatina liegt es in der Form zweier kompakter Haufen, von im Leben gelblich-weißer Farbe, im Oesophagus, so angeordnet, daß seine Wandung in eine dorsale und ventrale Hälfte geteilt erscheint. Die beiden voluminösen Klumpen platten das Lumen zu einem queren Spalt (Taf. XX, Fig. 2) ab. Bei Acanthias ist das anders. Wie ich oben beschrieben habe, ist die Innenfläche mit einer großen Menge von Zotten besetzt. Dadurch wird das lymphoide Organ aufgelöst in eine Menge kleinerer und größerer, mehr oder minder lockerer Knötchen, die an der Basis der meisten dieser Zotten liegen. Auch mehrere größere Pakete, die sich unter mehreren Zotten hinziehen, sind meist anzutreffen. Die schon von EDINGER beschriebenen, aber falsch gedeuteten Sinus befinden sich nicht nur in der Masse der Lymphzellen selbst oder unmittelbar ihnen auf- oder unterlagernd,



sondern weit entfernt davon an der Peripherie der Zotten, so daß die Beziehungen der Lymphzellen zu diesen Sinus deutlicher erkennbar sind. Die Kapsel, als welche die schon oben genannte fibröse Randschicht anzusehen ist, liegt bei Raja und den übrigen von mir untersuchten Selachiern direkt den lymphoiden Gewebsmassen auf, während sie bei Acanthias unter dem Epithel von den eigentlichen Knötchen entfernt sich findet, so daß ein freier, nur vom Stützgerüst erfüllter Raum entsteht, in den die Wanderzellen natürlich auch vordringen, so daß das lymphoide Organ im Vergleich mit dem von Raja auf einen viel größeren Raum verteilt erscheint.

Die im folgenden beschriebenen Verhältnisse beziehen sich auf Acanthias, nur nebenbei wird auf andere Formen, besonders Raja, hingewiesen werden, da ich das Organ von Acanthias wegen der Klarheit und Uebersichtlichkeit der Verhältnisse allein einem eingehenden Studium unterzogen habe. Ja, ich führe die wenig eingehenden Angaben über dieses Organ vor allem darauf zurück, daß ein geeignetes, den betreffenden Studien Vorschub leistendes Objekt fehlte, und die Tatsache, daß der Gegenstand meiner Darmuntersuchungen Acanthias war, veranlaßte mich, auf dieses bisher mit wenig Glück studierte lymphoide Organ überhaupt näher einzugehen.

Wie schon die Bezeichnung lymphoides Organ besagt, haben wir hier eine Anhäufung von lymphoiden Zellen, Leukocyten, Wanderzellen vor uns, die im einzelnen recht verschiedenen Bau besitzen und in ein Stützgerüst, das Reticulum, eingelagert sind.

Ein eigentliches Keimzentrum in der Anordnung dieser Zellen existiert nicht, nur in den Knötchen des Organs bei Acanthias ist meist ein Mittelpunkt nachweisbar, ohne daß jedoch die Mitosen gerade auf diesen Teil beschränkt wären. Was das Charakteristische hier ist, werden wir später sehen.

Die Anzahl der verschiedenartigen Zellen ist groß, aber es bieten sich große Schwierigkeiten, sie zu klassifizieren, nur die Endstadien einer Entwicklung, die sich nach diesen Uebergängen aufstellen läßt, sind deutlich.

Besonders nach Färbung mit Hämatoxylin und Fuchsin S-Orange G sind alle diese Verschiedenheiten und Aehnlichkeiten deutlich, ohne daß jedoch damit gesagt sein soll, daß sie nicht auch mit anderen Methoden darzustellen wären. Besonders eine Form fällt ins Auge, die einen kleinen exzentrisch gelegenen Kern und eine mehr oder minder große Menge lebhaft (Orange)

gefärbter Granula besitzt (Taf. XXI, Fig. 2, 5, 6), Typus I. Bei Raja (Taf. XXI, Fig. 6) sind diese Granula besonders groß und die Zellen machen den Eindruck von kleinen (nach der genannten Färbung) lebhaft gelben Himbeeren (Taf. XXI, Fig. 19). Diese Zellen sind auch schon von anderen gesehen und beschrieben worden. Auch DRZWINA erwähnt, daß einige Zellen von Raja für Orange besonders empfänglich sind. Bei gut fixierten Präparaten sieht man sie oft in amöboider Bewegung fixiert (Taf. XXI, Fig. 2). Woraus diese Granula bestehen, läßt sich nicht angeben. Bei Raja clavata, deren lymphoides Organ allein ich frisch untersucht habe, sind die einzelnen Körner, wie schon gesagt, sehr groß, stark lichtbrechend und daher im mikroskopischen Bild glänzend. Sie schwärzen sich nicht mit Osmiumsäure und färben sich intensiv mit Methylenblau, nicht mit Neutralrot. Sie machen nicht den Eindruck runder Kugeln, sondern sind unregelmäßig gestaltet, oft abgeflacht, wie kleine runde Scheibchen. Bei Acanthias sind die einzelnen Körner, wie gesagt, bedeutend kleiner.

Mit Eosin kann man bei Raja clavata diese Zellen auch hervorheben; OPPEL beschreibt sie auch: „Vor anderen Elementen fällt jene Art von Wanderzellen ins Auge, deren Leib zahlreiche Körnchen zeigt . . . die sich lebhaft mit Eosin tingieren, und so den eosinophilen Zellen anderer Vertebraten gleichen.“

Eine andere Art von Zellen, die man im lymphoiden Oesophagusorgan von Acanthias trifft, besitzt einen großen runden ovalen oder bohnenförmigen Kern, der, wenig Chromatin enthaltend, wie eine Blase aussieht (Taf. XXI, Fig. 3, 4, 8, 9, 10, 18, 19). Der Nucleolus ist meist deutlich (Fig. 18, 19). Der Protoplasmaleib ist im Verhältnis zum Kern nicht sehr groß und besitzt keine Granula, sondern nur um den Kern herum eine Trübung, die sich basophil verhält, Typus II.

Die dritte Art besitzt wieder deutliche, aber sehr feine Granula, die sich besonders mit Fuchsin färben und in typischen Fällen außerordentlich zahlreich sind. Das Charakteristische ist der Kern, der polymorph ist, bald hufeisenförmig, bald mehrfach eingeschnürt, bald in mehrere Teile zerfallen (Fig. 7, 11, 12, 13, 16). Bei Fig. 1, 3 sind noch nicht so viele Granula vorhanden wie in typischen Fällen (16), Typus III. Eine vierte Art besitzt einen vollkommen kompakten Kern, an dem von einer Struktur nur wenig zu sehen ist und der auch Plasmafärbung speichert, daher nach der mehrfach genannten Färbung violett aussieht. Der Zellleib ist groß, matt mit geringer rötlicher Trübung. Diese Zell-

form (Typus IV) habe ich nicht so glatt von dem gemeinsamen Ausgangspunkt ableiten können wie die anderen. Sie ist selten, vielleicht eine Degenerationsform (Taf. XXI, Fig. 23, 24).

Studiert man die Präparate genauer, so weisen die Uebergänge alle auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt hin: eine Zellform mit mäßig großem Protoplasmaleib, mittelgroßem bis großem Kern, der wenig Chromatin und meist einige deutliche Nukleolen enthält. Wenige acidophile (Fuchsin-Orange: rot) Granulationen sind vorhanden. Diese Zellen sehe ich als die Mutterzellen an, aus denen die anderen sich entwickeln. Sie allein teilen sich. Niemals habe ich andere Formen in mitotischer Teilung gesehen. Sie bilden auch die sogenannten Keimzentren; als hellere Stellen, von dunkleren Zonen umgeben, erscheinen sie bei schwacher Vergrößerung. Die spärlichen Granula, die großen chromatinarmen Kerne veranlassen das hellere Aussehen. Sie liegen dicht beieinander und pressen sich daher zu polyedrischen Formen zusammen. Jedoch sind die Mitosen durchaus nicht nur auf diesen Teil, der sich oft um eine größere Arterie als Mittelpunkt herum gruppiert, beschränkt. Die Entwicklung geht nun in 3 Richtungen vor sich. Einmal verändert sich hauptsächlich der Kern, der polymorph wird, die Granula nehmen etwas an Zahl zu, Typus III. Das andere Mal geht der Protoplasmakörper allein eine Umwandlung ein, indem die Granula verschwinden, Typus II. Drittens verändern sich Kern und Körper; die Granula nehmen an Zahl und Größe zu, der Kern wird kleiner und kompakter und liegt an der Peripherie der Zelle, Typus I. Das Mengenverhältnis der 3 Formen ist bei *Acanthias* ungefähr gleich, nur der Typus I ist ein wenig an Zahl zurücktretend gegenüber den anderen. Typus IV habe ich, wie gesagt, nicht so in diesen Entwicklungsgang einreihen können. Er ist sehr selten. Bei *Raja* sind die Himbeerzellen die zahlreichsten. Sie sieht man überall, in der Magenschleimhaut und ihren Blutgefäßen, in der Milz, auch in den die Nieren und den Hoden einhüllenden lymphoiden Paketen. SCHMIDT erwähnt sie 1898 als „Körnchenzellen“ aus dem Ovarium von *Raja*. Er fand sie auch im Blut und nimmt an, daß sie zur Ernährung der Eier beitragen; er beschreibt Zerfallserscheinungen dieser Zellen im Ovarium. Wir haben es hier mit denselben Gebilden zu tun wie im Hoden: lymphoiden Massen, die zu beiden Seiten der Wirbelsäule, dort, wo das Mesenterium ansetzt, sich hinziehen und alle Organe, die in gleicher Lage sich befinden, einhüllen. Die scheinbaren Zerfallserscheinungen erklären sich



durch Schnittbilder von in lymphoider Bewegung fixierten Zellen, wie ich sie z. B. aus der Magenschleimhaut kenne.

Bei *Scyllium*, *Galeus* und *Squatina* konnte ich Zellen mit großen, stark acidophilen Granulis und exzentrischem Kern nicht finden. Ich möchte aber auf farbenanalytische Untersuchungen als Basis vergleichender Betrachtungen von Art zu Art keinen großen Wert legen. Wir können wohl bei einem und demselben Tier, sicher an einem und demselben Präparat<sup>1)</sup> Schlüsse über die Beziehungen verschiedenartiger Leukocyten zueinander machen. Wir können uns den Chemismus einer solchen Zelle gar nicht kompliziert genug vorstellen, so kompliziert, daß wir nach einem derartig äußerlichen Merkmal, wie es eine Färbung ist, die, wie DRZWINA selbst angibt, je nach der Vorbehandlung oft ganz entgegengesetzte Resultate gibt, Vergleiche von Art zu Art und Schlüsse über das Vorkommen physiologisch gleichwertiger Zellen bei verschiedenen Formen ziehen. Wir können uns doch sehr wohl vorstellen, daß Zellen, die für die verschiedenen Arten dieselbe physiologische Bedeutung haben, sich bestimmten Farbstoffen gegenüber ganz entgegengesetzt verhalten. Mir liegt vor allem daran, zu zeigen, daß diese Tiere (Paradigma: *Acanthias*) auch schon wie die höheren Vertebraten verschiedene Leukocyten besitzen, von denen bei *Raja* scheinbar eine besonders bedeutungsvolle Art die ist, die ich als himbeerförmige beschrieben habe; daß diese Zellen aber (*Acanthias*) nicht unabhängig voneinander existieren und entstehen, sondern daß sie im lymphoiden Organ des Oesophagus aus einer gemeinsamen Grundform sich differenzieren.

Alle die oben beschriebenen Zellformen sind nun im lymphoiden Organ von *Acanthias* nicht räumlich voneinander getrennt, so daß die Mutterzellen nur in der Mitte liegen, man sieht sie auch am Rande, ebenso in der Ruhe wie in Teilung begriffen. Im allgemeinen sind aber mehr fertige Zellen am Rande als in der Mitte, und mehr Mutterzellen in der Mitte als am Rande anzutreffen.

Diese Zellen wandern nun, und zwar vom Zentrum nach der Peripherie zu. Hier, aber auch ab und an im lymphoiden Organ selbst sieht man eine Reihe weiter Sinus, die, wie schon EDINGER

---

1) Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 23 stammen aus demselben Schnitt, an dem sich alle erwähnten Verhältnisse studieren lassen.

beschrieb, nur aus einem Endothel bestehen, an das sich das retikulierende Bindegewebe der Umgebung direkt ansetzt; er hielt sie deshalb, und weil er Blutzellen in ihnen konstant vermiste, für Lymphsinus, eine Auffassung, die bisher, wohl auf EDINGER zurückgreifend, überall zu finden war. Ich fand nun konstant Blutzellen in ihnen. VIALLETON, der die Verteilung der Lymphgefäße des Darmes von *Torpedo* genau untersuchte, konstatiert ausdrücklich, daß Lymphgefäße sich im Oesophagus nur auf die Serosa beschränken und einwärts von der Muskulatur nicht vorkommen, wo er sie im übrigen Darm außerordentlich reichlich fand. Das ließ mir die Vermutung aufkommen, daß wir es hier nicht mit Teilen des Lymphgefäßsystems<sup>1)</sup>, sondern mit Venensinus oder, wenn man will, ausgeweiteten Kapillaren zu tun haben. Diese Vermutung erhob sich zur Gewißheit, als es mir gelang, bei *Raja clavata* diese Bildungen von der Pfortader aus zu injizieren, was leicht auszuführen ist. Auch die Entwicklung aus weiten, strotzend mit Erythrocyten gefüllten Kapillaren beweist ihre Natur (Taf. XX, Fig. 3, 5, 6).

In diese Sinus wandern nun die Leukocyten ein. Das ist nur bei *Acanthias* zu sehen, wo diese Bildungen zum Teil weit von der Masse der lymphoiden Zellen entfernt liegen. In langen Zügen sieht man sie, eine hinter der anderen, auf den Maschen des Reticulums hinkriechen und sich um die Sinus in dichten Klumpen sammeln.

Auch in den Venensinus selbst findet man sie. Ins Epithel oder durch dieses gelangen sie nicht, wie EDINGER beschreibt<sup>2)</sup>. Die dicke Bindegewebsschicht und die Basalmembran hindern sie daran. Aber auch wo ein *locus minoris resistentiae* ist, nämlich wo ein Blutgefäß die fibröse Randschicht durchbricht, begleiten nur vereinzelte Wanderzellen dieses, die Hauptmenge lagert sich um die daneben liegenden weiten Aussackungen der Blutbahn. Einrichtungen, die eine Anpassung an die Aufnahme von Wander-

---

1) Sie für Lymphgefäße zu halten, widerspricht auch unserer Auffassung vom Lymphgefäßsystem überhaupt. Dieses entspringt aus Gewebsslücken, die gerade hier reichlich entwickelt sind. Es wären also schon weite, mit dem Lymphgefäßsystem kommunizierende Räume da, so daß besondere Aussackungen der Lymphbahnen mit besonderen Wandungen ohne Bedeutung wären.

2) Bilder wie etwa aus der Tonsille oder aus den PETERSCHEN Plaques sehen ganz anders aus.

zellen darstellen, eine Funktion, die sie auch durch ihre langgestreckte, zuweilen verzweigte Gestalt<sup>1)</sup> verraten.

Die Funktion des lymphoiden Oesophagusorgans wäre also vollkommen klar: Wanderzellen werden gebildet und ins Blut abgeführt. Wir haben es mit einem Organ zu tun, das die Stelle der Lymphdrüsen der höheren Wirbeltiere einnimmt. Solche fehlen bekanntlich den Selachiern. Eigenartig ist die Beziehung zu den Blutgefäßen. Aber diese bilden keinen prinzipiellen Gegensatz zu anderen lymphatischen Bildungen. Auch bei den Säugetieren unterscheidet man solche, die ins Lymph-, andere, die ins Blutgefäßsystem eingeschaltet sind, eigentliche Lymphknoten und Blutgefäßlymphdrüsen, die an der Ansatzstelle des Mesenteriums zu finden sind. Das Wichtigste ist die Ansammlung von Wanderzellen, die hier ihren Ursprung nehmen aus Keimen, die auf irgend eine, hier fürs erste irrelevante Weise hierher gelangt sind. Wird die Ansammlung größer, so bilden sich Hilfsorgane aus: eine feste Kapsel aus straffem Bindegewebe, die die Umgebung vor einer Ueberinfiltration schützt, und, daran anschließend, Ausführwege, als welche bei den typischen Lymphknoten der Säuger Teile des Lymphgefäßsystems, hier eigenartig entwickelte Teile des Blutgefäßsystems herangezogen werden.

Die Entwicklung des lymphoiden Organs bei *Acanthias* vollzieht sich folgendermaßen: Die jugendliche Zotte ist angefüllt mit embryonalem Bindegewebe, in dem Blutkapillare in reichem Maße zu sehen sind (Taf. XX, Fig. 5). In der Umgebung dieser Bluträume treten einzelne Zellen auf, die vorher hier nicht zu finden waren. Sie gleichen im allgemeinen den oben als Mutterzellen charakterisierten Elementen: großer blasenförmiger Kern, meist deutlicher Nucleolus, mittelgroßer Zellkörper, der hier nur undeutlich Granula erkennen läßt. Später sieht man diese Zellenanhäufung an Größe und Bedeutung zunehmen, bis der Standpunkt des erwachsenen Organs erreicht ist. Die Zotte ist nicht in demselben Maße gewachsen, so daß zu einer Zeit (kurz vor der Geburt) relativ größere Teile der Zotte von lymphoiden Zellen ausgefüllt werden, als dies später der Fall ist. Die ersten Zellen liegen in der unmittelbaren Nachbarschaft von Blutgefäßen, und die Tatsache, daß letztere eher auftreten als die Wanderzellen, legt die Vermutung nahe, daß sie dem Blute entstammen. Für

---

1) Im Schnittbild, ins Räumliche übertragen, natürlich platte und verzweigte Schläuche.



eine Auffassung, daß sie aus umgewandelten Mesenchymzellen der Umgebung sich ausbilden oder zum Epithel des Oesophagus in genetischer Beziehung stehen, habe ich Anhaltspunkte nicht finden können. Ich neige also der Ansicht zu, daß die ersten Zellen des lymphoiden Organs durch den Blutstrom hierher transportiert werden, hier, wie auch an anderen Orten nach Art von Leukocyten überhaupt, die Blutbahn verlassen und aus irgend welchen Gründen hier sich vermehren und den Grundstock des späteren so mächtig entwickelten lymphoiden oder LEYDIGSchen Organs bilden.

Ehe ich mich der Schilderung des Reticulums zuwende, in das diese lymphatischen Zellen eingelagert sind, möchte ich die Frage nach dem morphologischen Wert, nach der vergleichend-anatomischen Bedeutung der Ansammlung lymphatischen Gewebes im Oesophagus der Selachier erörtern, eines Gewebes, das an dieser Stelle in dieser Ausbildung in der Wirbeltierreihe einzig dasteht.

Wie wir schon gesehen haben, sieht EDINGER das Organ als gleichbedeutend mit den Nodulis, die auch sonst im Darm (bei Selachiern nur bei *Torpedo* und *Lamna cornubica*, von PILLET aus der Bursa pylorica beschrieben) reichlich vorkommen. Ich muß OPPELS Ansicht beipflichten, daß es eine für sich stehende Bildung ist, denn die Lage ist eine andere. Nicht nur, daß der Oesophagus der Ort der Entwicklung ist, auch die Höhe der Schicht ist eine andere. Die Submucosa, nicht die Mucosa birgt es; die Beziehung zum Epithel fehlt gänzlich.

Nun finden sich bei *Raja clavata*, wahrscheinlich bei allen Selachiern, Teile dieses Organs außerhalb des eigentlichen Oesophagus in dem dorsalen Mesenterium; und längs der ganzen Wirbelsäule die Hauptblutgefäße, die Nieren und die Gonaden einhüllend, sind bei Selachiern und Teleostiern (vergl. DRZWINA) ebenfalls lymphoide Massen reich, wenn auch nicht in solch kolossaler Ausbildung, wie z. B. bei *Squatina* oder *Raja* im Oesophagus, entwickelt. Der vordere Teil des Oesophagus entbehrt eines eigentlichen Mesenteriums, ein Lageverhältnis, das embryonal bis zur Cardia reicht. Er erscheint der Wirbelsäule direkt anliegend und somit auch den eben erwähnten lymphatischen Organen benachbart. Es ist deshalb möglich, sogar wahrscheinlich, daß Teile dieser Bildungen sich auch auf den Oesophagus ausdehnten und hier in reichstem Maße sich entwickelten. Das lymphoide Oesophagusorgan ist ein abgegliederter Teil der längs der Wirbelsäule an der Ansatzstelle des Mes-

enteriums befindlichen lymphatischen Gewebsmassen. Der Zustand bei *Acanthias* ist ein sekundärer, eine Folgeerscheinung der Ausbildung der Zotten. Er zeigt aber auch die Leichtigkeit, mit der derartige lymphatische Bildungen in einzelne Teile zerfallen, die dann eine mehr oder minder große Selbständigkeit erlangen.

Die Lage im Oesophagus ist günstig. Die Selachier sind sehr gefräßige Raubtiere, ihr Oesophagus oder vielmehr dessen Muskulatur ist in ständiger Aktion. Das muß die Abfuhr der Zellen in die Venensinus und die Zirkulation in diesen begünstigen; das ganze lymphatische Gewebe wird gleichsam fortwährend durchgeknetet, und lebhaftere Lageveränderungen der einzelnen, es zusammensetzenden Elemente erfolgen, die nach den oben dargelegten Erörterungen der Funktion nur dienlich sein können. Wir sehen ja auch sonst, wie die für eine bestimmte Funktion aufgewandte Energie zugleich für andere Funktionen dienstbar gemacht wird. (Mit der Ausbildung der Lungenatmung wird der vorhandene und durch die Inspiration verstärkte negative Druck im Thoraxraum für den Venenblutstrom fördernd.)

Wir kommen jetzt zur Besprechung des Stützgerüsts, in das die im vorigen besprochenen Massen verschiedenartiger lymphatischer Zellen eingelagert sind. Wie DRZWINA zuerst zeigte, besteht dasselbe aus miteinander anastomosierenden Zellen, die fast stets in einer Richtung des Raumes entwickelt sind, d. h. stark abgeplattete, schleierförmige Elemente, die ein Maschenwerk mit langgestreckten Maschen bilden.

Es ist dasselbe Gewebe, das man embryonal allgemein sowohl bei Selachiern als auch bei höheren Formen, als Gallertgewebe, den Ausgangspunkt der verschiedenen Stütz- und Binde-substanzen bilden sieht: die erste Gewebeformation der Mesenchymzellen. In den lymphatischen Organen erhält es sich (THOMÉ 1905), so auch in dem lymphatischen Oesophagusorgan der Selachier. Bei *Acanthias* kann man es besonders schön studieren. Embryonal erfüllt es die ganze Zotte (Taf. XX, Fig. 5). Später sondert sich die fibröse Randschicht und das zwischen dieser und dem Epithel liegende etwas lockerere Gewebe. Das Reticulum des lymphoiden Organs wird nur unwesentlich modifiziert.

In der Oesophaguszotte von *Acanthias* ist es ausgespannt in dem vom Epithel mit den darunter liegenden Schichten gebildeten Hohlkegel. Wir haben gesehen, wie das Lumen dieses Hohlkegels nicht vollständig von lymphoiden Zellen ausgefüllt wird, es bleibt

somit ein Raum, in dem das Reticulum ohne oder mit nur vereinzelt eingelagerten Wanderzellen sich findet.

Die Kerne dieser Reticulumzellen sind meist oval und abgeflacht, so daß man nach den Schnitten verschiedene Bilder vor sich hat. Sieht man sie von der Fläche, so erscheinen sie arm an Chromatin, das fein verteilt ist und außerordentlich ähnlich denen jener Zellen, die MAXIMOW (1904) als Fibroblasten, also als integrierenden Bestandteil des lockeren faserigen Bindegewebes bei Säugern beschreibt. Auch die Zelleiber der Reticulumzellen haben mancherlei Ähnlichkeiten mit den Fibroblasten MAXIMOWS, nur daß die Anastomosen überall zu beobachten sind. Beide Zellarten sind ja auch nahe miteinander verwandt. Die richtigen Fibroblasten sind weiter fortgebildet, sie haben überall Fibrillen ausgeschieden, die das Innere der Zelle verlassen haben, und die Anastomosen haben sich (vielleicht nur zum Teil) rückgebildet, während das retikuläre Bindegewebe, wie wir es in der Zotte von *Acanthias* antreffen, in den meisten Eigentümlichkeiten auf dem Standpunkt des embryonalen Gallertgewebes (Paradigma: Nabelstrang, Kaulquappenschwanz) stehen geblieben ist, von dem beide, ontogenetisch und phylogenetisch, abstammen. Ich möchte überhaupt der Vermutung Raum geben, daß das Gallertgewebe, das Bindegewebe aus anastomosierenden Zellen, bei *Selachien* weiter verbreitet und im späteren Leben nicht nur an lymphatische Organe gebunden ist. So fand ich es als Mucosa im Magen erwachsener Exemplare von *Raja clavata* (Taf. XXII, Fig. 5) und auch in der Submucosa ebenda. Diese Frage weiter zu verfolgen, führte mich jedoch zu weit vom Thema ab, als daß ich eingehend sie hätte studieren können.

In diesen anastomosierenden Zellen werden nun Fibrillen ausgebildet. Zuerst schon während des embryonalen Lebens (Embryo von 70 mm Länge) an der Peripherie, wo sie die von mir schon oben genannte fibröse Randschicht bilden. Später, bei jungen Tieren, treten auch in den anderen Reticulumzellen, die zentral im Bereich des lymphoiden Organs liegen, feinste Fibrillen auf, deren erste dünnste Stadien sich nach der GRAMschen Methode färben lassen. An alten Tieren lassen sie sich auch mit anderen Methoden darstellen und sind beträchtlich dicker.

In dem Reticulum verlaufen nun Fasern, die zum Teil in den Reticulumzellen, meist aber, ohne der allgemeinen Maschenkonstruktion zu folgen, als dicke Querschnitte und hellglänzende geschlängelte Bäumchen verlaufen. Sie sehe ich als Ueberbleibsel



der Randschicht an, da sie schon in jungen Stadien sichtbar sind, wo von einer allgemeinen Fibrillenbildung noch nicht die Rede sein kann. Sie sind auch noch mit den die Randschicht komponierenden Fasern identisch.

Betrachten wir nun die fibröse Randschicht. Wie gesagt, haben wir auch hier embryonal Gallertgewebe. In dieses werden Fibrillen eingelagert, die an Dicke und Zahl immer mehr zunehmen. Auf einem gewissen Stadium (junges Tier, günstige Stelle) hat man dasselbe Bild, wie es LAGUESSE (1903) Fig. 10, 11, 12, 13 abbildet. Dieselben Maschen mit denselben dicken Fibrillen. Da es sich hier auch um *Acanthias* und um ein ähnliches Gebilde (Milzkapsel — Kapsel des lymphoiden Organs) handelt, nehme ich keinen Anstand, die Verhältnisse als identisch zu betrachten. Man vergleiche auch meine Figg. 4 und 5 auf Taf. XXII und Fig. 11 auf der Tafel von LAGUESSE. Später sieht man wegen der Masse und Dicke der Fibrillen nichts mehr von den Maschen der Zellen. Die Fasern haben wohl auch zum Teil den Verband der Zellen verlassen, d. h. sie sind so dick und zahlreich geworden, daß sie nicht mehr Platz im Innern des Reticulums haben, auch verändern sich wohl die Maschen, während die Fasern ihren Platz beibehalten.

Dieser Mantel von Fasern bildet nun, wie schon oben ausgeführt, einen Hohlkegel. Die jüngere Zotte würde sich bei einer Rekonstruktion innerhalb dieses Hohlkegels befinden. Die Randschicht wird also nach außen verschoben. Da die Schicht nun immer nur einen kleinen Teil der Zotte ausmacht, der an der Peripherie sich befindet, so werden wir zu der Folgerung gedrängt, daß neben einer Vermehrung der Fasern, die mit der Oberflächenvergrößerung gleichen Schritt hält, an der Innenseite ein Abbau erfolgt. Nur so ist es erklärlich, daß dem Innenraum der Zotte die mächtigen Fasermassen fehlen. Daß Reste bei dem Abbau der Fasern übrig bleiben, zeigen die Fasern, die ich, als im Innern der Zotte befindlich, schon oben beschrieben habe. Wer diese Auflösung der inneren Fasern besorgt, habe ich nicht ermitteln können, wahrscheinlich sind es die Bindegewebszellen selbst, da ich besondere Elemente nach Analogie der Osteoklasten nicht habe ermitteln können. Wir müssen also den Zellen der Randschicht eine weitgehende formative Tätigkeit zuweisen, nur so können sie auch den beim Wachstum des Organismus wechselnden Anforderungen an die konstruktive Anordnung der Faserelemente gerecht werden.

An den Spitzen kommt es zur Ausbildung einer kompakten Schicht nicht, die am Körper der Zotte dichte Schicht ist hier gleichsam aufgefasert.

Zwischen der Randfaserschicht und dem nun zu beschreibenden Epithel liegt eine Lage faserärmeren und mit dünneren Fasern durchsetzten Gewebes, das, nur streckenweise deutlich entwickelt, eine große Menge weiter Kapillaren enthält.

**Epithel.** Als ontogenetisch älteste und morphologisch wichtigste Schicht liegt zu innerst das Epithel. Dieses zeigt bei den verschiedenen Gattungen der Selachier ein merkwürdig verschiedenes Aussehen, wie das auch von allen Autoren konstatiert wurde. Das Gewöhnliche scheint, soweit Angaben in der Literatur und eigene Untersuchungen reichen, ein zwei- oder mehrschichtiges flimmerndes Zylinderepithel zu sein. Schleimzellen, die bei den verschiedenen Gattungen ein verschiedenes Aussehen haben, sind reichlich und häufen sich meist an der Cardia. Bei *Raja* sind sie schlank, flaschenförmig, bei *Squatina* bauchig, bei *Scyllium* laufen sie in spitze Fortsätze aus, die den Kern enthalten (Taf. XXII, Fig. 7). Die Schleimzellen sind sehr in die Länge entwickelt und fußen unmittelbar auf der Basalzellenlage. Die oberste Zellschicht lebt und funktioniert lebhaft: die flimmernden Cylinderzellen, die schleimabsondernden Flaschenzellen. Nur von Zeit zu Zeit, müssen wir uns vorstellen, geht eines der die oberste Zellschicht bildenden Elemente zu Grunde und wird durch von unten aus der Basalreihe nachrückende Zellen ersetzt.

Anders organisiert ist das Oesophagusepithel von *Acanthias* (Taf. XXII, Fig. 10). Die unterste Lage besteht aus zylindrischen Zellen, die folgenden Lagen werden nach dem Lumen zu immer niedriger. Die äußerste Schicht ist kubisch. Auf diesem Wege, von der Basis nach dem Lumen zu, verändert sich das Aussehen der Zellen. Der Kern wird eckig und schrumpelig. Das Protoplasma wird in seinen äußeren Schichten homogen, wahrscheinlich erleidet es eine Art Verhornungsprozeß. Die äußerste Schicht zeigt diese Veränderung am meisten. Sie wird dauernd abgestoßen, neue Zellen rücken von unten nach. Mit ihnen Schleimzellen, die während dieses Weges sich mit Schleim vollständig füllen, wobei Kern und Protoplasma zu einer dünnen Sichel zusammengepreßt werden. Ihre Größe ist bedeutend, bis zu 30  $\mu$  bei jungen Tieren, 40  $\mu$  bei alten Tieren im größten Durchmesser. Der Druck in ihnen muß ein bedeutender sein, da die Zellen der Umgebung stark deformiert sind. Gelingen sie an die Oberfläche,

so platzen sie, ihren Inhalt ins Lumen entleerend. Die Zellen gehen also bei der Sekretion zu Grunde, während sie im flimmernden Zylinderepithel von längerer Lebensdauer sind. Das von *Acanthias* im Oesophagus oben beschriebene Epithel ist das für Selachier in der Mundhöhle und in der Kloake charakteristische, wenn es auch nirgends so massig entwickelt ist wie hier.

Von den verschiedenen Arten der Gattung *Torpedo* sowie von *Centrophorus granulosus* wird ein Epithel beschrieben, das im oberen Teil des Schlundes dem für *Acanthias* geschilderten gleicht. Im unteren Teil nehmen die Becherzellen an Zahl zu, so daß die oberste Schicht nur aus ihnen besteht.

Es erscheint also als eine Modifikation, als eine Weiterentwicklung der bei *Acanthias* bestehenden Verhältnisse. Auch bei *Raja* und *Scyllium* findet man das Mundhöhlenepithel eine Strecke weit in den Oesophagus hineinragen, bei *Acanthias* hätte es das Flimmerepithel vollständig verdrängt.

Das Oberflächenepithel macht bei *Acanthias* eine eigentümliche Entwicklung durch. Während einer langen Zeit ist das Lumen verschwunden, und das Epithel bildet eine einzige kompakte Zellmasse. Nach der Eröffnung<sup>1)</sup> (45 mm) besteht es aus einem zweischichtigen kubischen Epithel (Taf. XX, Fig. 5). Die oberste Zellschicht plattet sich ab, die Zellgrenzen verschwinden, und man erhält eine platte, strukturelose Schicht mit platten, in regelmäßigen Abständen befindlichen Kernen (Taf. XXII, Fig. 8). Die darunter befindlichen Zellen vermehren sich, die oberste Lage wird abgeblättert (Taf. XXII, Fig. 9), und die Verhältnisse des fertigen Tieres liegen vor uns. Was dieser Vorgang für eine Bedeutung hat, ist mir unbekannt, der Vollständigkeit halber möchte ich ihn aber beschrieben und abgebildet haben (Taf. XXII, Fig. 10).

Bei den Selachiern, die ich untersucht habe, existiert unter dem Oesophagusepithel eine auffällig dicke Basalmembran. Im ganzen übrigen Darm fehlt sie, wie schon LEYDIG vom Magen beschrieb. Sie erscheint als eine den untersten Epithelzellen gemeinsame Haut, die unter sämtlichen Zellen hinwegzieht und die Zellgrenzen ohne Veränderung überbrückt. Sie ist also eine nach innen abgeschiedene Cuticula. Mit der VAN GIESONschen Methode gelang es mir, sie sowohl vom Epithel, als auch besonders vom unterliegenden Bindegewebe different gefärbt darzustellen. Sie war

---

1) Näheres siehe bei KREUTER (1903), die Cardia bleibt noch lange geschlossen.



leuchtend gelbrot, während das Bindegewebe blaurot und das Epithel rein gelb gefärbt war. Wie gesagt, fehlt eine Basalmembran dem übrigen Darmepithel. Es würde ja auch für Zellen, die mit der Unterlage in einem regen Stoffaustausch stehen, ein derartiger Abschluß physiologisch widersinnig sein. Im Oesophagus findet eine Resorption und eine nennenswerte Exkretion nicht statt. Bei dem massigen Epithel im Oesophagus von *Acanthias*, wo die Basalmembran auch besonders dick ist<sup>1)</sup>, ist in anderer Weise für eine ausgiebige Ernährung gesorgt, wie wir nachher sehen werden.

Die Basalmembran in dieser Ausbildung an dieser Stelle möchte ich für eine Anpassungserscheinung halten. Erstens gibt sie dem Epithel eine feste Unterlage, die bei den, gerade diesen Darmabschnitt treffenden, mechanischen Insulten von Bedeutung ist. Lebende, oft hartschalige Tiere werden ganz verschlungen. Zweitens möchte ich sie aber auch für eine Anpassung an das lymphoide Organ halten. OPPEL<sup>2)</sup> hält die Durchwanderung von Wanderzellen durchs Epithel für eine bedeutungslose Nebenerscheinung. Hier ist sie tatsächlich nicht vorhanden. Eine ausgedehnte Schädigung des Epithels von durchwandernden Zellen muß in der Ausdehnung, wie das lymphoide Organ im Oesophagus der Selachier besteht, für das Tier von Nachteil sein. Schon die Existenz der Randfaserschicht erschwert den Zutritt der Zellen zum Epithel, die dicke „innere Cuticula“, die Basalmembran, macht sie vollständig unmöglich. Die Basalmembran konnte sich hier so ausbilden, weil kein Hindernis in irgend einer anderen Funktion vorlag, und bildete sich aus, weil sie, je stärker sie wurde, den Wanderzellen, die von dem sich vergrößernden lymphoiden Organ ihren Ursprung nahmen, desto besseren Widerstand entgegensetzte. Eine andere Erklärung dieser auffälligen Erscheinung scheint mir nicht naheliegend, und jede Struktureigentümlichkeit ist der Ausdruck einer besonderen Funktion und das Produkt der Anpassung an diese Funktion.

Die außerordentlich stark ausgebildete Basalmembran muß notwendigerweise den Stoffaustausch mit der Unterlage, besonders wenn das Epithel, wie bei *Acanthias*, sehr dick und schichtenreich ist, störend beeinflussen. Bei *Acanthias* ist deshalb eine andere Einrichtung ausgebildet, die diese Störung aufhebt. Es treten Teile der Blutbahnen ins Epithel.

1) Hier ist die fibröse Randschicht dünner.

2) Im Anschluß an PLUDER, OPPEL: Lehrbuch, Bd. III, p. 74

MAURER beschrieb 1897 aus der Mundhöhle der Amphibien (*Rana*, *Hyla*, *Triton*, *Salamandra*) Blutgefäße im Epithel. Die Einrichtung sollte mit der respiratorischen Tätigkeit zusammenhängen. Später wurden diese Beobachtungen angegriffen, und man deutete die Befunde als identisch mit den von BEAL 1863 und später 1867 von LANGER beschriebenen Divertikeln der weiten Kapillaren, die, unter dem Epithel liegend, als Papillen, vielfach gewunden, ohne oder mit nur sehr wenig Bindegewebe, das Epithel von unten her ausbuchten. Die respiratorische Funktion ließ man bestehen<sup>1)</sup>.

Hier bei *Acanthias* sind die Verhältnisse unzweifelhaft. Daß wir es mit Vorbuchtungen der Unterlage zu tun haben, ist ausgeschlossen. Wäre das der Fall, so müßten die intraepithelialen Kapillaren von der Basis des Epithels angehörenden Zellen begrenzt sein, die senkrecht, mit ihnen die länglich-ovalen Kerne, auf der Unterlage zu stehen pflegen. Das ist nicht der Fall (Taf. XXI, Fig. 21).

Beschreiben wir die Befunde genauer. Bei schwacher Vergrößerung (Zeiß A) sehen wir, am besten an möglichst senkrechten Schnitten, auf der Basalmembran eine wohlausgebildete Reihe von prismatischen Basiszellen. Darauf folgen Schichten (1—2), die durchsetzt sind von Hohlräumen, an deren Wand dunkle Kerne auffallen. Weiter nach außen ist das Epithel wieder überall dicht und ohne kleinste Lücke. Bei stärkerer Vergrößerung erkennen wir, daß die dunklen Kerne die von Endothelzellen sind. Häufige granulaerfüllte Leukocyten sind zu sehen. Erythrocyten, nach der Hämatoxylin-Fuchsin-Orange-Methode leuchtend gelb gefärbt, sind wohl in den in der Mucosa liegenden weiten Kapillaren, nicht aber in den intraepithelialen Gefäßen häufig. Es hat mir Mühe gemacht, sie überhaupt zu finden. Die Räume sind außerordentlich eng, ihre Weite geringer als der Durchmesser der Erythrocyten. Diese müssen sich daher stark deformieren, wenn sie überhaupt hineingelangen. Für die amöboid beweglichen Leukocyten besteht ein solcher Hinderungsgrund nicht, daher ihre relative Häufigkeit. Auch untersuchte ich an Schnitten, und so wurden die schon stark deformierten Blutzellen auch noch zerstückelt, was der Diagnose nicht förderlich ist. Zusammenhänge mit der Unterlage müssen selten sein, ich habe nur sehr wenige beobachten können.

Nur bei *Acanthias* habe ich diese Einrichtung beobachten können. Hier ist aber auch das Epithel besonders dick, und die

1) OPPEL, Bd. III, p. 20 ff.

Schleimzellen erlangen ihren größten Umfang in den höheren Schichten, wobei eine beträchtliche Stoff-, besonders wohl Wasseraufnahme erfolgen muß, da sie sich außerordentlich vergrößern.

Eine respiratorische Funktion kommt dieser Bildung hier nicht zu. Eine solche setzt einen lebhaften Wasserwechsel voraus, der hier im Oesophagus nicht stattfindet. Die Ernährung des Epithels sehe ich daher als die Funktion des intraepithelialen Gefäßplexus an<sup>1)</sup>.

In der Mundhöhle, wo das Epithel niedriger ist, und eine solche dicke Basalmembran fehlt, ist der Plexus nicht nachweisbar.

---

1) Aehnliche Einrichtungen beschrieb MAURER (1896): Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, aus der Oberhaut von Teleostiern, wo ein ähnliches schichtenreiches Epithel vorkommt. Die Bildungen gehören dem Lymphsystem an.

---



## Tafelerklärung.

### Tafel XX.

Fig. 1. Oesophagus von *Acanthias vulgaris*, Längsschnitt. Man sieht 2 längsdurchschnittene Zotten mit dem lymphoiden Organ. Vergr. a\*, 2. *L.O* lymphoides Organ, *V.S* Venensinus, *K.C* Keimzentrum, *F.R* fibröse Randschicht, *E* Epithel, *M* Muskulatur, Längsschicht, *M.R* Muskulatur, Ringschicht, *S.Z* Schleimzellen.

Fig. 2. Oesophagus von *Raja clavata*, Querschnitt. Vergr. a\*, 2. *L.O* lymphoides Organ, *M* Muskulatur, *S* Serosa, *V* Nervus vagus, *B* Blutgefäße, Arterie und Vene, *F* Falten der Schleimhaut.

Fig. 3. Oesophaguszotte von *Acanthias vulgaris*, Längsschnitt. Vergr. A, 2. Bezeichnungen wie vorher. *R* Reticulum, *W.L.Z* wandernde lymphoide Zellen.

Fig. 4. Oberflächenbild des embryonalen Oesophagus von *Acanthias vulgaris*. Embryo von 55 mm Länge. Lupenvergrößerung.

Fig. 5. Embryonale Oesophaguszotte von *Acanthias vulgaris*. Vergr. A, 2. *C* Kapillaren. Bezeichnungen wie oben.

Fig. 6. Oesophagus von *Raja clavata*, Querschnitt. Die Venensinus waren von der Pfortader aus injiziert. Die Injektionsmasse (in der Zeichnung weggelassen) hat die Venensinus etwas gedehnt. Vergr. a\*, 2. Bezeichnungen wie oben.

Fig. 7. Oesophaguszotte von *Acanthias vulgaris*, Längsschnitt. Vergr. E, 2. Ein die fibröse Randschicht durchbrechendes Blutgefäß *B.G*. Bezeichnungen wie oben.

Fig. 8. Oesophagus von *Acanthias vulgaris*, Querschnitt. Embryo von 45 mm Länge. Schnitt nahe der Cardia. Vergr. A, 2.

### Tafel XXI.

Fig. 1—19 Zeiß, apochrom. Immersion 2/1,30, K.-Okul. 6.

Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 14, 15, 16, 17, 18, 19. *Acanthias*, aus demselben Schnitt. ZENKER-Formol, Hämat.-Fuchsin S-Orange G. Großes Tier (1,20 m).

Fig. 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13. *Acanthias*, aus demselben Schnitt. ZENKER, Wasserblau-Saffranin.

Fig. 6. *Raja clavata*, himbeerförmige Zelle, isoliert mit Pikrinsäure, nach der HEIDENHAINschen Zentrifugenmethode mit Hämat.-Fuchsin-Orange gefärbt.

Fig. 2, 5. Typus I (siehe Text). Fig. 7, 11, 12, 13, 16. Typus II. Fig. 4, 8, 9, 10, 18, 19. Typus III. Fig. 14, 15. Mutterzelle (Fig. 15 in Teilung). Fig. 1, 3, 17. Uebergangsformen zu II.

Fig. 20. Lymphoides Organ von *Raja clavata*. Zeiß, Achr. E, Okul. 2.  $\sqrt{V}$  Venensinus. Kalibichr. Form. Hämat.-Fuchsin-Orange. Etwas schematisiert.

Fig. 21. Intraepitheliale Blutgefäße. *Acanthias*. ZENKER-Formol. Hämat.-Fuchsin-Orange. Zeiß, Achr.  $3/1,30$ , Okul. 4. Das Gelbe ist ein zerschnittener Erythrocyt.

Fig. 22. Erste Anlage des lymphoiden Organs bei *Acanthias*. (Helgoland, Biol. Stat.) Zeiß, Achr. E, Okul. 4. Sublimat. Hämat.-Fuchsin-Orange.

Fig. 23. Typus IV. Hom. Imm.  $2/1,30$ , K.-Okul. 6. Aus demselben Schnitte wie 1—5, 14—19.

Fig. 24. Lymphoides Organ von *Acanthias*. Großes Tier. Reticulum mit den dieses durchsetzenden Randfasern in der Mitte (etwas schematisiert). ZENKER-Formol, Hämat.-Fuchsin-Orange. Zeiß, hom. Imm.  $2 : 1,30$ , Okul. 2.

## Tafel XXII.

Fig. 1. Reticulumzellen. Zupfpräparat des frischen Organs. *Raja clavata*.

Fig. 2. Reticulumzelle, *Acanthias*. Eine Granulazelle auf dem Reticulum. Hämat.-Sublimat-Fuchsin-Orange. Vergr. E, 2.

Fig. 3. Fibröse Randschicht. Junges Tier. Vergr. E, 2. Boraxkarmin (Subl.).

Fig. 4 und 6. Fibröse Randschicht sich entwickelnd. VAN GIESON. Hom. Imm.  $2/1,3$ , Okul. 4. ZENKER (Embryo 70 mm).

Fig. 5. Reticulum aus der Magenmucosa von *Raja clavata*. GIESON. Safranin. a Vergr. E, 2; b hom. Imm.  $2/1,3$ , Ok. 4.

Fig. 7. Schleimzellen aus dem Flimmerepithel des Oesophagus von *Scyllium stellata*. Pikroform. Hämat.-Fuchsin-Orange. Vergr. E, 2.

Fig. 8 und 9. Entwicklung des Oesophagusepithels von *Acanthias*. Vergr. E, 2.

Fig. 10. Ausgebildetes Oesophagusepithel mit a Basalmembran, b intraepitheliale Gefäßplexus, c Schleimzellen. Vergr. E, 2.

Fig. 11. Flimmerepithel aus dem Oesophagus von *Squatina angelus*. Vergr. E, 2.

# Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere.

Von

Dr. Heinrich Ernst Ziegler, Professor in Jena.

Vortrag, gehalten gemäß den Bestimmungen der PAUL VON RITTERschen Stiftung für phylogenetische Zoologie am 8. Juli 1907.

Hierzu Tafel XXIII und 11 Figuren im Text.

Das Kopfproblem hat im Laufe der Zeit seine Gestalt mehrfach geändert<sup>1)</sup>. Vor etwa 100 Jahren entstand die Lehre, daß der Schädel aus einigen Wirbeln zusammengesetzt sei. Diese von GOETHE und OKEN begründete Theorie herrschte mit geringen Abänderungen bis über die Mitte des 19. Jahrhunderts. Dann folgte eine Periode, in welcher man die Wirbeltheorie des Schädels gänzlich verwarf; dabei stützte man sich auf entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Tatsachen, nämlich einerseits auf das Auftreten eines ungegliederten Knorpelschädels in der Ontogenie aller Cranioten, andererseits auf die Einheitlichkeit des Knorpelschädels bei den niederen Fischen<sup>2)</sup>. Eine neue Periode begann mit den Arbeiten von GEGENBAUR, sowohl insofern als er die Schädelfrage als ein stammesgeschichtliches (phylogenetisches) Problem auffaßte, als auch dadurch, daß er in Bezug auf den Knorpelschädel eine neue Theorie einführte, indem er den hinteren Teil desselben als ein Produkt der Verschmelzung von Wirbeln betrachtete, den vorderen Teil aber als ein einheitliches Gebilde ansah.

Durch die embryologischen Studien der neueren Zeit, insbesondere durch die Arbeiten von VAN WIJHE, FRORIEP, DOHRN

---

1) Hinsichtlich der Geschichte des Kopfproblems verweise ich auf das Referat von C. RABL (Verhandl. d. Anat. Ges., 1892) und auf die Darstellung von GAUPP (E. GAUPP, Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse d. Anatomie und Entwicklungsg., Bd. VII, 1897. E. GAUPP, Die Entwicklung des Kopfskelettes; in O. HERTWIG, Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, 1905).

2) Der wichtigste Vertreter dieser Auffassung war HUXLEY.



und BRAUS hat das Kopfproblem wieder eine neue Gestalt erhalten. Die grundlegende Frage lautet jetzt: Wie viele Ursegmente (Somite) sind in die Bildung des Kopfes eingegangen? Diese Frage ist in der Tat die wichtigste, denn

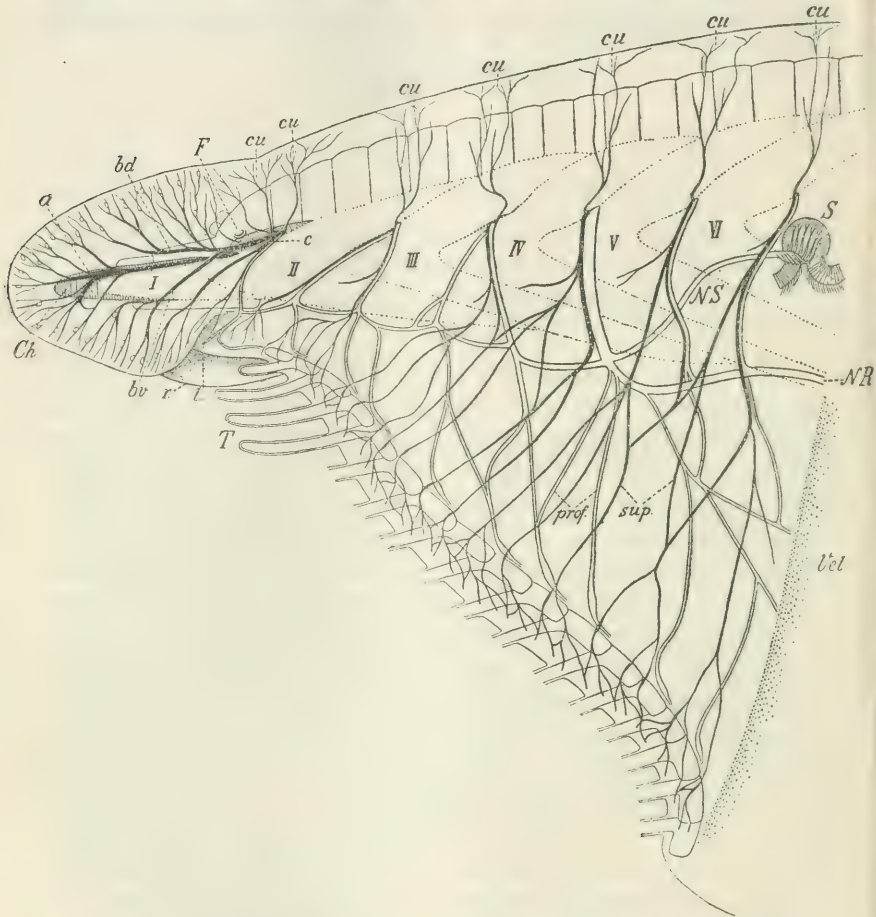


Fig. 1. Vorderende von Amphioxus, von links gesehen (Zeichnung von HATSCHKE, Verh. d. Anat. Ges., 1892). Die Figur zeigt die Myomeren (deren Grenzen punktiert sind) und die segmentalen Nerven. Die zur Haut gehenden Nerven sind schwarz, die tief liegenden Nerven weiß gezeichnet.

*I* vorderer (rostraler) Fortsatz des sog. 1. Somits (Mandibularsomit), *II* sog. 1. Somit (Mandibularsomit), *III*, *IV* u. s. w. folgende Somite.

*a* vorderstes Hirnnervenpaar, *bd*, *br* und *c* zweites Hirnnervenpaar, *cu* zur Haut gehende Nervenäste, *Ch* Spitze der Chorda, *F* Flimmergrube (an der Stelle des vorderen Neuroporus), *NR* sog. Nervus recurrens (zu dem Kiemenplexus gehörig), *NS* Nerv zu dem oralen Sinnesorgan *S* (welches zu dem Räderorgan gehört), *r* und *l* rechter und linker Rand des vorderen Mundwinkels, *T* Mundcirren, *Vel* Velum.

die Ursegmente sind phylogenetisch älter als der Schädel und in gewissem Sinne auch älter als das Gehirn. Dies kann einfach durch den Hinweis auf *Amphioxus* bewiesen werden, bei welchem die Reihe der Ursegmente bis zum vorderen Körperende geht (Textfig. 1), und weder ein Schädel vorhanden noch ein Gehirn differenziert ist.

Geht man von *Amphioxus* zu den Cranioten über, so handelt es sich zunächst darum, bei letzteren die Ursegmente im Kopf zu erkennen und ihre Beziehungen zu den Nerven und zu den Kiemenspalten festzustellen.

Bekanntlich gibt es über dieses Problem eine umfangreiche Literatur, in welcher die Arbeiten über die Segmentierung des Kopfes der Selachier die wichtigsten sind. Auch ich gehe von den Selachiern aus und kann vielfach Angaben früherer Autoren bestätigen. Ich gelange aber zu einer neuen Auffassung und zu einem Gesamtbilde der Segmentierung des Kopfes, wie es bisher in der Literatur nicht vorhanden ist.

In den letzten Jahren haben sich zwei meiner Schüler, die Herren Dr. WERNER KLINKHARDT (1905) und Dr. ERNST GUTHKE (1906), mit der Entwicklung der Ganglien des Kopfes der Selachier beschäftigt, wobei sich zeigte, daß die Ganglien anfangs eine deutliche Beziehung zu den Kiemenbögen haben, welche aber durch sekundäre Verschiebungen bald verwischt wird<sup>1)</sup>. Bei diesen Studien sah ich, daß die mesodermalen Höhlen des Mandibularbogens und der folgenden Kiemenbögen in ganz ähnlicher Weise mit dem Pericardium in Verbindung stehen, wie die Rumpfsegmente mit der Peritonealhöhle zusammenhängen (was freilich, wie ich später bemerkte, schon BALFOUR bekannt war). Diese Beobachtung schien mir von großer theoretischer Wichtigkeit zu sein und veranlaßte mich zu einer Untersuchung der Ursegmente des Kopfes; eine solche lag mir um so näher, als ich mich schon früher (1888) mit der Ausbildung der Ursegmente des Rumpfes beschäftigt habe<sup>2)</sup>.

---

1) WERNER KLINKHARDT, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier. Jen. Zeitschr., Bd. XXXIX, 1905.

ERNST GUTHKE, Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von *Torpedo ocellata*. Jen. Zeitschr., Bd. XLII, 1906.

2) H. E. ZIEGLER, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888. Diese Arbeit war ihrem Plane nach gegen die Parablasttheorien

Es ergaben sich die deutlichsten Beziehungen zwischen den segmentalen Anlagen der Ganglien, den Somiten des Kopfes und den Kiemenspalten, so daß ich die primitive Segmentierung des Craniotenkopfes erkennen konnte. Indem ich dann *Amphioxus* zum Vergleich beizog, gelangte ich zu einer allgemeineren Theorie über die stammesgeschichtliche Entstehung des Wirbeltierkopfes.

### Die Segmentierung des Kopfes bei Selachierembryonen in den Stadien H—K.

Es gibt in der Entwicklung der Selachier ein Stadium, welches für das Kopfproblem ganz besonders wichtig ist. Dieses Stadium tritt dann ein, wenn die Kopfganglien und die Spinalganglien sich aus der Ganglienleiste herausdifferenziert haben, und wenn die Ursegmente so weit ausgebildet sind, daß man die Muskelbildung in den Myotomen erkennen kann. Zu dieser Zeit zeigt der Embryo eine relativ regelmäßige Segmentierung, welche in späteren Stadien durch sekundäre Verschiebungen im Kopfgebiet wieder verwischt wird.

Dieses Stadium ist bei *Torpedo* zu der Zeit vorhanden, wenn 3—4 Kiemenspalten durchgebrochen sind. Meine Untersuchungen beziehen sich auf ein solches Stadium, wie es in Textfig. 2 dargestellt ist. Der Embryo besitzt etwa 44 Ursegmente, ist 6,5 mm lang und gehört nach der Bezeichnung von BALFOUR dem Stadium J—K an. Die Ganglien dieses Stadiums sind nach einer Querschnittserie von meinem Schüler Herrn Dr. GUTHKE durch graphische Rekonstruktion dargestellt worden (Textfig. 4). Ich benutzte dieselbe Querschnittserie und eine Serie frontaler Längsschnitte. Nach letzterer Serie hat mein Schüler Herr P. BROHMER durch graphische Rekonstruktion die mesodermalen Gebilde des Kopfes rekonstruiert, und ich habe dann sein Bild nach dem Studium der Schnittserien noch genauer ausgearbeitet (Taf. XXIII, Fig. 1).

Betrachten wir in diesem Stadium ein Ursegment (Somit) des Rumpfes, so sehen wir, daß aus der Peritonealhöhle nach oben (dorsalwärts) die Ursegmenthöhle aufsteigt. Der obere Teil des Ursegments stellt bekanntlich das Myotom dar, in dessen Muskelblatt zu dieser Zeit schon deutliche Muskelfasern differenziert

---

gerichtet. Ich zeigte, daß das Mesenchym bei den Selachiern nicht außerhalb des Embryo entsteht, sondern von den Ursegmenten und von den Seitenplatten aus gebildet wird.



sind. Der untere Teil des Ursegments wurde von RABL „Urwirbelkommunikation“ genannt, während RÜCKERT daran das „Skleronephrotom“ und das „Gonotom“ unterscheidet und VAN WIJHE diese Teile als „Mesomer“ und „Hypomer“ bezeichnet. Aus dem Skleronephrotom (Mesomer) wuchert medianwärts und aufwärts eine reichliche Menge von Mesenchym hervor, welche das Sklerotom darstellt. Das Mesenchym, welches an einem Segment entstanden ist, fließt mit dem Mesenchym des vorhergehenden und des nachfolgenden Segments zusammen <sup>1)</sup>.

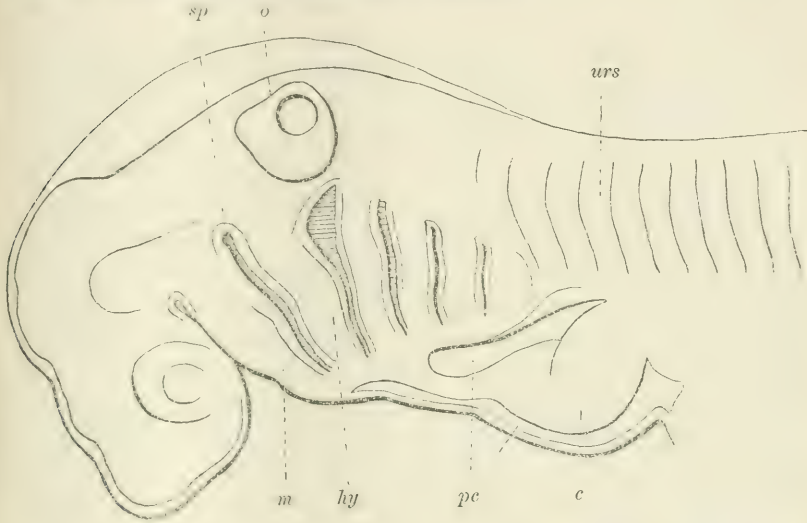


Fig. 2. Kopf eines Embryo von *Torpedo ocellata* im Stadium J—K. Nach einem in Kanadabalsam eingebetteten Kopfe gezeichnet. Das Bild dient zur Bezeichnung des Stadiums, welchem die Rekonstruktion Fig. 1 auf Taf. XXIII angehört.

c Herz, m Mandibularbogen, hy Hyoidbogen, pc Pericardium, o Ohrbläschen, sp Spritzloch, urs Ursegmente.

Nähern wir uns von hinten her dem Kopfe und gelangen in das Gebiet, welches zwischen der Vorniere und der Kiemengegend liegt, so bilden das Mesomer und das Hypomer (welche in diesem Gebiet nicht geschieden werden können) sehr reichliches Mesenchym; das ganze innere Blatt des Ursegments wird im Bereich

1) Vergl. in meiner früheren Publikation (1888) p. 383—390. „Das Bildungsgewebe (Mesenchym), welches von den einzelnen Ursegmenten aus entstanden ist, fließt zu einer kontinuierlichen Masse zusammen, und es scheint jede Spur der ursprünglichen segmentierten Anlage verloren zu gehen“ (p. 388).

des Mesomers und Hypomers in Mesenchym aufgelöst, und nur an dem äußeren Blatt bleibt der Zusammenhang zwischen dem Myotom und den Seitenplatten noch einige Zeit erhalten. Etwas später wird der epitheliale Zusammenhang durch Mesenchymbildung völlig unterbrochen, so daß das Myotom mit den Seitenplatten keine Verbindung mehr hat.

Kommen wir (von hinten nach vorn gehend) in die Gegend der Kiemenspalten, so sehen wir, daß die Ursegmente im Bereiche des Mesomers ganz in Mesenchym aufgelöst sind. Ein solches Ursegment zeigt sich am deutlichsten auf der Höhe des Myotoms, und meistens ist es auch recht deutlich an seinem untersten Ende zu erkennen, wo es aus der Pericardialhöhle entspringt (Textfig. 3). Der Ursprung an der Pericardialhöhle ist überaus deutlich bei der Mandibularhöhle und bei der Hyoidhöhle, da hier ein deutliches Lumen von der Pericardialhöhle aus in die Segmenthöhle hinein-führt. Recht deutlich ist auch der Ursprung des Ursegments in dem Glossopharyngeusbogen und in den 2 folgenden Kiemenbögen, wobei aber, wie Fig. 1 auf Taf. XXIII zeigt, die epitheliale Begrenzung immer weniger hoch hinaufreicht, d. h. das Segment sich schon auf niedrigerem Niveau in Mesenchym auflöst; dadurch wird es schwierig, den unten sichtbaren Ursprung des Ursegments mit dem oben sichtbaren Myotom in Verbindung zu bringen, und dies ist bis jetzt keinem einzigen Forscher in der richtigen Weise gelungen. Auf Querschnitten allein ist es kaum möglich, diese Schwierigkeit zu überwinden, weil die Segmente in der hinteren Kiemenregion sich in schiefer Richtung nach vorn wenden, was auf Querschnitten schwer zu erkennen ist und leicht zu Irrtümern führt. Nur auf Grund genauer Messungen an Frontalschnitten konnte ich (nach Ueberwindung einiger Irrtümer) zu dem Bild gelangen, welches Fig. 1 auf Taf. XXIII darstellt. Aus diesem Bild und dem dabeistehenden Schema Fig. 2 ist ersichtlich, daß in der Kiemenregion jedem Kiemenbogen ein Ursegment entspricht, daß also die Myomerie mit der Branchiomerie übereinstimmt. Es wird dann weiterhin gezeigt werden, daß auch die Ganglien des Kopfes dieser Myomerie entsprechen.

Alle Verschiebungen, welche wir in diesem Stadium schon am Kopf finden, insbesondere die Biegung der Ursegmente nach vorn, lassen sich leicht daraus erklären, daß das Gehirn bei den Embryonen aller Cranioten zu einer relativ enormen Größe heranwächst und bei seinem Wachstum alle ihm benachbarten Teile nach vorn zieht.

Nach diesen Vorbemerkungen will ich nun die einzelnen Ursegmente der Reihe nach besprechen und dabei auch auf die Beobachtungen der früheren Autoren Bezug nehmen.

### Das Prämandibularsomit, das Mandibularsomit und das Hyoidsomit.

Das erste Ursegment (Somit) unterscheidet sich sehr wesentlich von allen übrigen. Es ist unter dem Namen der Prämandibularhöhle bekannt. Es liegt vor dem Munde und hat folglich kein Darmstück zu umfassen, so daß hier ein Unterschied zwischen Seitenplatten und Ursegment nicht besteht. Dagegen hängt die Prämandibularhöhle der einen Seite mit derjenigen der anderen Seite zusammen durch eine dünne Verbindung, welche bekanntlich unmittelbar vor dem obersten Ende der Mundbucht sich befindet<sup>1)</sup>.

Die Prämandibularhöhle ist zuerst von BALFOUR (1878) beobachtet worden<sup>2)</sup>. VAN WIJHE (1883) beobachtete, daß sie etwas später entsteht als die Mandibularhöhle; das Mandibularsomit hat schon eine große Höhle, während das Prämandibularsomit noch eine kompakte Zellenmasse ist, welche vor dem vordersten Ende des Kopfdarms liegt und mit diesem zusammenhängt<sup>3)</sup>. BALFOUR glaubte, daß die Prämandibularhöhle aus einer Ausstülpung der Mandibularhöhle hervorgehe, was VAN WIJHE mit Recht bestritten hat. Es liegt mir eine Querschnittserie eines Torpedo-Embryo vom Stadium H vor, bei welchem das Prämandibularsomit noch eine kompakte, bilateral verdickte Zellmasse ist, während der vordere Teil des Mandibularsomits schon eine große Höhle aufweist.

MILNES MARSHALL (1881) und VAN WIJHE erkannten, daß aus dem Prämandibularsomit Augenmuskeln hervorgehen, nämlich der

1) Vergl. in der Schrift von GUTHKE (1906) Textfig. 4 und Taf. II, Fig. 9).

2) F. M. BALFOUR, A. Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes, London 1878. — Ich füge meiner Arbeit kein Literaturverzeichnis bei, sondern erwähne nur eine kleine Zahl von Büchern und Schriften, weil ich die Literatur über die Selachierentwicklung in meinem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte zusammengestellt habe (p. 147—151), und weil die Arbeiten meiner Schüler, der Herren KLINKHARDT (1905) und GUTHKE (1906) ausführliche Literaturverzeichnisse enthalten.

3) J. W. VAN WIJHE, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Natuurk. Verh. d. K. Akademie, Deel XXII, Amsterdam 1883.



Musc. obliquus inferior, der Musc. rectus superior, der Musc. rectus internus und der Musc. rectus inferior. Es sind also diejenigen Augenmuskeln, welche von dem Oculomotorius innerviert werden.

Die quere Brücke, welche die rechte und die linke Prämandibularhöhle verbindet, verschwindet spurlos, wie schon VAN WIJHE beobachtete.

Am ausführlichsten ist die Prämandibularhöhle von DOHRN (1906) beschrieben worden<sup>1)</sup>. Er berichtet genau, wie die solide Anlage des Prämandibularsomits mit dem vordersten Ende des Kopfdarms zusammenhängt, und wie das vorderste Ende der Chorda ursprünglich in dieselbe Zellmasse übergeht.

DOHRN erkannte auch, daß die von Miss PLATT (1891) beschriebene Höhle (anterior head cavity) mit der Prämandibularhöhle die engste Beziehung hat, indem sich die Zellmasse, in der diese Höhle entsteht, von der Prämandibularmasse abspaltet (1906, p. 129). Ich bin daher der Ansicht, daß dieser Höhle gar keine theoretische Bedeutung beizulegen ist. Bei *Torpedo* tritt diese Höhle nicht auf; DOHRN berichtet darüber folgendes (l. c. p. 187): „Die Zellen, welche bei den Squaliden die PLATTsche Kopfhöhle herstellen, werden offenbar auch bei *Torpedo*-Embryonen von Anfang an gebildet, sondern sich aber nicht mehr von den übrigen, aus denen die Prämandibularhöhle hervorgeht.“ — Die von Miss PLATT beschriebene Höhle (anterior head cavity) ist nur bei einigen Selachiern beobachtet worden und fehlt überhaupt allen anderen Wirbeltieren. Auch aus diesem Grunde kann ich sie mit der Prämandibularhöhle und der Mandibularhöhle nicht für gleichwertig halten. Ich werde daher bei den späteren theoretischen Erörterungen diese Höhle außer Betracht lassen.

Das zweite Ursegment (Somit) ist das Mandibularsegment. Es zieht durch den Kieferbogen hindurch und besitzt in der ganzen Länge desselben eine epitheliale Wandung. Es enthält in seinem unteren Teile eine deutliche Höhlung, welche mit der Pericardialhöhle zusammenhängt, und ist an seinem oberen Ende zu einer weit nach vorn vordringenden Blase erweitert (Taf. XXIII, Fig. 1). Diese Blase geht an der Außenseite der Prämandibularhöhle vorbei und reicht noch etwas weiter nach vorn als diese Höhle. Von dem blasenförmigen Teile entwickelt sich reichliches

---

1) A. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 23. Die Mandibularhöhle. 24. Die Prämandibularhöhle. Mitteil. aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. XVII, 1906.

Mesenchym; es wird fast alles Mesenchym des vordersten Kopftheiles von hier aus gebildet. Insbesondere zieht sich ein dichter Streifen von Mesenchym nach oben und nach hinten und kommt mit dem Mesenchym des Hyoidsegments in Verbindung (Fig. 1). In diesem Mesenchymstreifen entstehen einige kleine Höhlen, vorübergehende Gebilde, von variabler Natur, welche nicht einmal rechts und links genau übereinstimmen. Ich bin der Meinung, daß diesen kleinen Höhlen gar keine theoretische Bedeutung beizulegen ist, und daß sie jedenfalls nicht als rudimentäre Ursegmente aufgefaßt zu werden brauchen. Nicht alle Hohlräume im Mesoderm des Kopfes entsprechen Ursegmenten. Ich schlage für die genannten kleinen Höhlen den Namen *Microcölen* vor. Dieser Ausdruck soll solche Hohlräume im Mesoderm bezeichnen, welche man nicht als Ursegmenthöhlen auffaßt<sup>1)</sup>.

Da der Mandibularhöhle sehr viel Raum zur Verfügung steht und da sie sehr viel Mesenchym liefert, so zeigt sie schon im Stadium H die Neigung, Ausstülpungen und Nebenhöhlen zu bilden, welche aber keineswegs die Bedeutung von Ursegmenten haben.

Das Mandibularsomit wurde auch schon von BALFOUR (1878) beschrieben. VAN WIJHE fand die Höhle in demselben am größten bei *Galeus* ausgebildet (1883, Taf. II, Fig. 13); sie geht da nicht allein durch den ganzen Mandibularbogen hindurch, sondern zeigt über demselben eine große Erweiterung, welche nach vorn an der Prämandibularhöhle vorbeigeht (ähnlich wie in meiner Fig. 1) und auch vor dem vorderen Ende des Spritzloches weit nach oben reicht (wo sie bei *Torpedo* nur durch dichtes Mesenchym vertreten ist, wie meine Fig. 1 auf Taf. XXIII zeigt). VAN WIJHE erkannte, daß aus einem Teile des Mandibularsomits ein Augenmuskel, der *Musc. obliquus superior*, hervorgeht.

Bei DOHRN (1906) finden wir wieder die ausführlichste Beschreibung mit zahlreichen Abbildungen. DOHRN legt großen Wert auf die kleinen Höhlen, welche über der Mandibularhöhle sich ausbilden und zum Teil zeitweise mit der Mandibularhöhle zusammenhängen. Es besteht also zwischen DOHRN und mir eine Differenz in der theoretischen Auffassung, indem DOHRN diese

1) Wenn man jede Höhle, welche man im Mesoderm des Kopfes findet, als ein Somit ansehen wollte, so würde man für die einzelnen Gattungen der Selachier verschiedene Zahlen erhalten und niemals zu einem Verständnis der Gliederung des Kopfes gelangen.

Nicht einmal für eine Gattung stimmen die Angaben überein; für *Torpedo* nimmt SEWERTZOFF (1899) 13, DOHRN über 15, KILLIAN (1891) mindestens 18 Kopfsomite an.

Höhlen als Somite auffaßt, während ich denselben gar keine theoretische Bedeutung beilege (s. oben).

DOHRN zerlegt das Gebiet der Mandibularhöhle in 4—5 Segmente. Aus dem nach oben und hinten gehenden Teil des Mandibularsomits, in welchem die kleinen Höhlen liegen, und in welchem DOHRN 3 Segmente annimmt, sowie aus einem davor liegenden Teil, welchen DOHRN zu dem Mandibularsomit selbst rechnet, wird, wie DOHRN zeigt, ein Augenmuskel gebildet, der *Musc. rectus externus*, während aus einem vorderen Teil des Mandibularsegments (wie schon VAN WIJHE angab) der *Musc. obliquus superior* hervorgeht. Es werden also aus dem oberen Teil des Mandibularbogens zwei Augenmuskeln erzeugt, und DOHRN schließt auch aus diesem Umstand auf eine ursprüngliche Mehrteiligkeit des Mesoderms des Mandibulargebietes. Aber das Auge und die zugehörigen Muskeln sind in phylogenetischer Hinsicht viel neuere Bildungen als die Ursegmente, und die Augenmuskeln sind wahrscheinlich nicht direkt aus segmentalen Muskeln hervorgegangen. Ich glaube daher, daß uns die Augenmuskeln über die ursprüngliche Segmentierung keinerlei Aufschluß geben können; ich kann mich also der Schlußfolgerung von DOHRN nicht anschließen und halte das Mandibularsomit für ein einheitliches Gebilde, welches nur ein einziges Segment repräsentiert.

FRORIEP will überhaupt in der ganzen Gegend vor dem Ohrbläschen keine Somite gelten lassen<sup>1)</sup>. Er zeichnet aber ganz schön die Mandibularhöhle (man vergleiche FRORIEPs Fig. 4 und 5 mit meiner Fig. 1). Beachtenswert ist die Angabe von FRORIEP, daß der Hohlraum der mandibularen Höhle zeitweise sich nach hinten bis zum Hyoidbogen fortsetzt (s. bei FRORIEP Fig. 5).

Das dritte Ursegment ist das Segment des Hyoidbogens. Es besitzt in seinem untersten Teile eine deutliche Höhlung, welche mit derjenigen des Mandibularbogens und somit auch mit der Pericardialhöhle zusammenhängt. Er besitzt durch die ganze Länge des Hyoidbogens hindurch eine epitheliale Wandung, welche sich erst auf der Höhe der Aortenwurzeln auflöst und einen dichten Strang von Mesenchym bildet, der an der Innenseite des Facialisganglions nach vorn zieht und mit dem Mesenchym des Mandibularbogens sich verbindet (Fig. 1). Unmittelbar vor dem Facialisganglion liegt in diesem Mesenchymstrang jederseits ein kleines Bläschen, welches ich ebenso beurteile wie die bei dem

1) A. FRORIEP, Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft, 1902.



Mandibularbogen erwähnten kleinen Bläschen (Microcölen), welchen ich keine theoretische Bedeutung beilege. Allerdings besteht hier noch die Möglichkeit, daß dieses kleine Bläschen, welches man bei Torpedo findet, der größeren Blase entspricht, welche bei anderen Selachiern an dieser Stelle vorkommt, der sogenannten dritten Kopfhöhle, welche zu dem Hyoidbogen zu rechnen ist. Man sieht diese Höhle in den Figuren von VAN WIJHE, welche sich auf *Pristiurus* beziehen (1883, Fig. 15—17, mit der Zahl 3 bezeichnet) und in der Figur von BRAUS, welche eine Rekonstruktion des Kopfes von *Spinax* darstellt (1899, Taf. XXI, Fig. 6, mit 3 S bezeichnet).

In Bezug auf das Hyoidsomit befinde ich mich in Uebereinstimmung mit BALFOUR (1882), welcher folgendes schrieb (übersetzt): „In jedem der auf den Kieferbogen folgenden Bögen liegt ein Abschnitt der ursprünglichen Leibeshöhle, ähnlich demjenigen des Mandibularbogens; eine dorsale Erweiterung scheint aber nur bei dem Hyoidbogen vorhanden zu sein und verschwindet auch hier im Stadium K. Die Höhlungen in den hinteren Bögen verschwinden auch wie die in den vordersten Bögen, allerdings etwas später“ (l. c. p. 207). BALFOUR hat also offenbar das Somit des Hyoidbogens und die Somiten der folgenden Bögen als homodyname Bildungen betrachtet wie den Mandibularbogen; meine Auffassung stimmt folglich mit der seinigen überein.

Während BALFOUR jedem Kiemenbogen ein Somit entsprechen ließ, gab VAN WIJHE (1883) für die hinter dem Hyoidbogen folgenden Somiten diese Beziehung auf. In Bezug auf das Somit des Hyoidbogens lassen sich aber seine Angaben in dem Sinne der Theorie von BALFOUR und meiner Auffassung verwerten. VAN WIJHE schreibt: „Das dritte Somit befindet sich mit seiner Hauptmasse über der ersten Kiementasche; sein hinterer Teil hängt gerade noch mit der soliden Zellmasse im Hyoidbogen zusammen.“ VAN WIJHE beschrieb aber als 4. Segment einen Teil des Kopfesoderms, welchen ich noch zum 3. Segment rechne, wie unten dargelegt werden wird (S. 664).

#### Das Glossopharyngeussomit und die folgenden Kopfsomite.

Das vierte Ursegment geht durch den Glossopharyngeusbogen, d. h. durch denjenigen Kiemenbogen, zu welchem die Anlage des Glossopharyngeus gehört. Dieses Somit beginnt mit einer deutlichen trichterartigen Oeffnung am Pericardium und hat eine

epitheliale Wandung bis in den oberen Teil des Bogens. Auf der Höhe der Aorten löst sich das Epithel auf, und seine Fortsetzung bildet ein Strang von dichtem Mesenchym, welcher noch ein wenig aufsteigt und nach vorn mit dem Mesenchym des Hyoidbogens, nach hinten mit demjenigen des 1. Vagusbogens zusammenhängt (Taf. XXIII, Fig. 1 und 2).

Dieses Somit entspricht dem „5. Somit“, welches VAN WIJHE (1883) bei *Scyllium* gefunden hat. Er schrieb: „Das 5. Somit, dessen vorderer Teil außen von der Anlage des Glossopharyngeus gekreuzt wird, liegt über der 3. Kiementasche und hängt mit dem Mesoderm des 3. Visceralbogens zusammen.“ Zweifelhaft bleibt mir aber das „4. Segment“ von VAN WIJHE. Seine Höhle ist „kaum mehr als ein Spalt“, und es wird sehr bald „höchst rudimentär“. Ich vermute, daß hier kein Ursegment, sondern nur eine kleine Höhle in dem Mesenchym vorlag, welcher keine theoretische Bedeutung beizulegen ist. Vergleicht man die Figur von BRAUS<sup>1)</sup>, welche eine Rekonstruktion des Kopfes von *Spinax* in einem entsprechenden Stadium darstellt, so sieht man dieselbe Höhle, welche VAN WIJHE als 4. Somitenhöhle betrachtet; diese Höhle hängt aber in der Figur mit der Höhle des Hyoidbogens zusammen (BRAUS, Taf. XXI, Fig. 6). Ich sehe darin auch einen Grund, die selbständige Existenz der 4. Kopfhöhle von VAN WIJHE zu bezweifeln.

Das fünfte, das sechste und das siebente Segment liegen in den 3 folgenden Kiemenbögen. Ich bezeichne sie als die drei Segmente des Vagus. GUTHKE (l. c. p. 39) hat gezeigt, daß der Vagus drei Wurzeln am Medullarrohr hat, welche einzeln der Wurzel des Glossopharyngeus entsprechen; der Vagus entsendet auch 3 deutliche Fortsätze in diese 3 Bögen (vergl. Textfig. 4 u. 5 und Textfig. 7 u. 8). Jedenfalls darf man also diese 3 Bögen als Vagusbögen, die zugehörigen Ursegmente als Vagussegmente bezeichnen.

Wie ich oben schon sagte (p. 658), ist die Erkennung der Ursegmente in diesen 3 Bögen mit Schwierigkeiten verbunden, weil die Segmente größtenteils in Mesenchym aufgelöst sind. Im 1. Vagusbogen beginnt das Somit unten noch mit einer deutlichen trichterförmigen Öffnung und hat noch durch den größten Teil

1) H. BRAUS, Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I. Teil Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXVII, 1899.

des Kiemenbogens eine epitheliale Wandung (Textfig. 3 und Taf. XXIII, Fig. 1); aber im obersten Teil des Kiemenbogens, sobald es sich der Aorta nähert, löst es sich in Mesenchym auf<sup>1)</sup>.

In dem folgenden Kiemenbogen ist das Somit durch eine dichte Mesenchymmasse repräsentiert, welche unten deutlich mit dem

Pericardepithel zusammenhängt, aber keine deutliche epitheliale Anordnung der Zellen mehr zeigt (Taf. XXIII, Fig. 1). Dasselbe gilt dann von dem Somit des folgenden Bogens, des 3. Vagusbogens. Daß hier Somite vorliegen, ist nicht allein durch die Analogie der vorhergehenden Bögen wahrscheinlich gemacht, sondern wird auch dadurch bewiesen, daß die zugehörigen Myotome vorhanden sind. Es liegen nämlich unter dem Vagus drei Myotome; das vorderste, das Myotom des 1. Vagussomits, enthält nur wenige Muskel-

fasern, gleicht aber im Habitus durchaus den beiden folgenden Myotomen, welche besser ausgebildet sind (Taf. XXIII, Fig. 1 6 u. 7).

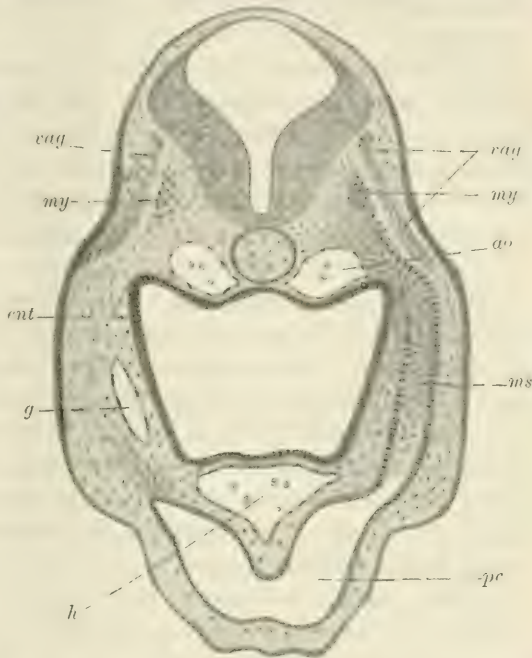


Fig. 3. Querschnitt eines Torpedo-Embryo des Stadiums J—K. Der Schnitt trifft den 1. Vagusbogen und geht links etwas weiter hinten als rechts.

ao Aortenwurzeln, g Gefäß des Kiemenbogens, h Herz, ent Entoderm des Kiemenarms, my Myotom (rudimentär), pc Pericardialhöhle, ms Mesoderm-schlauch, welcher vom Pericardium entspringt (Somit des Kiemenbogens), vag 1. Vagusast.

1) GUTHKE (1906) hat dieses Somit abgebildet Taf. II, Fig. 12 a, aber irrtümlich bezeichnet. Bei dem erneuten Studium der Schnittserien habe ich das Versehen bemerkt und will es hier richtigstellen. Der Fig. 12 a abgebildete Schnitt geht durch den 1. Vagusbogen und der darauf abgebildete Nerv ist der erste Vagusast.



Es ist ein günstiger Zufall, daß in dem 1. Vagussegment, in welchem das Myotom am wenigsten deutlich ist, das Somit in dem Kiemenbogen klar zu sehen ist, während an den beiden folgenden Segmenten, wo die Somite in den Kiemenbögen weniger deutlich sind, die Myotome klar hervortreten und eine größere Menge deutlicher Muskelfasern enthalten (Taf. XXIII, Fig. 1 bei 6 und 7).

Die 3 Ursegmente der Vagusregion haben keine epithelialen Kuppen, wie die Rumpfsegmente (Taf. XXIII, Fig. 15—7); das Mesenchym ist verdichtet in der Umgebung der Muskelfasern und geht allmählich in das umgebende lockere Mesenchym über. Die oberen Teile dieser Myotome sind offenbar deswegen nicht ausgebildet, weil sie oben von den Vagusganglien bedeckt werden.

Zwischen dem 3. Vagusomit und dem folgenden Somit bricht die letzte Kiemenspalte durch. Das folgende Somit (das 8. nach meiner Zählung) ist also das erste hinter der Kiemenregion. Es beginnt unten auf einem höheren Niveau als die vorhergehenden Somite, nämlich auf derselben Höhe wie die folgenden Somite; denn die Pericardialhöhle steigt am hinteren Teil der Kiemenregion dorsalwärts an (Textfig. 2 und Taf. XXIII, Fig. 1). Ich nenne dieses Ursegment das erste postbranchiale Somit der pentanchen Selachier (bei welchen 5 Kiemenspalten hinter dem Spritzloch folgen).

Dieses Somit (das 8. nach meiner Zählung) ist auch dadurch wichtig, weil über ihm die Ganglienleiste von der Außenseite der Ursegmente nach der Innenseite derselben zieht; es wird von der Ganglienleiste überkreuzt (siehe in der Schrift von GUTHKE 1906, Fig. 14). Es war schon BALFOUR bekannt, daß die Vagusanlage an der Außenseite der Ursegmente sich befindet, während die Spinalganglien an der Innenseite derselben liegen. Die Kreuzungsstelle selbst ist von FRORIEP beschrieben worden<sup>1)</sup>. Dieser Forscher spricht sich aber in dem Sinne aus, daß die äußere Ganglienleiste und die innere nebeneinander enden. In dem vorliegenden Stadium trifft dies nicht zu, sondern es ist ein unbestreitbarer kontinuierlicher Uebergang vorhanden, in der Art, daß die Ganglienleiste von vorn-außen nach hinten-innen über das genannte Somit hinwegzieht. Dasselbe

---

1) A. FRORIEP, Ueber die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Anat. Abt., 1901.

berichtet C. K. HOFFMANN (1897, p. 258), welcher dieses Somit „das erste cänogenetische Kopfsegment“ nennt.

Dieses Somit reicht dorsalwärts nicht so weit hinauf wie das folgende, es wird — bildlich gesprochen — durch die darüber hinwegziehende Ganglienleiste niedergedrückt. Es besitzt aber eine epitheliale Kuppe, wodurch es sich von den vorhergehenden Somiten unterscheidet und den folgenden gleicht; die epitheliale Kuppe ist allerdings bei diesem Segment noch unvollständig und weniger gut entwickelt als bei den folgenden Segmenten.

Die folgenden Somite bieten nun keine Besonderheiten mehr; sie sind gleichartig. Erst beim Beginn der Vorniere treten wieder neue Bilder auf; der Anfang der Vorniere erscheint im 9. oder 10. postbranchialen Segment (wenn man vom 1. postbranchialen Segment an zählt).

Die 3 Vagussegmente sind von mehreren Autoren beschrieben worden. Schon BALFOUR bildete sie teilweise ab (Taf. XIV, Fig. 15) und schrieb (übersetzt): „Nicht weit hinter dem Ohrbläschen sind am Ende der Periode K einige wenige Muskelplatten sichtbar, zu denen der ventrale Teil fehlt.“ VAN WIJHE (1883) beschrieb das 1. Vagussegment mit folgenden Worten: „das 6. Myotom liegt über der 4. Kiementasche und wird an seiner Außenseite vom Ramus branchialis primus vagi gekreuzt; es ist das erste, welches embryonale Muskelfasern besitzt; sie bleiben aber auf einer rudimentären Stufe, daher es nicht unwahrscheinlich ist, daß dieses Myotom schließlich abortiert.“ „Das 7. bis 9. Myotom sind viel besser entwickelt.“

FRORIEP spricht von „drei mit reduzierten Muskelplatten versehenen Rudimenten von Occipitalsegmenten“, und das folgende Segment ist dasjenige, über welches der Vagusrand hinweggeht, um in die Rumpfganglienleiste überzugehen (l. c. Fig. IIa); dieses Segment ist also dasselbe, welches ich als 8. bezeichne (Fig. 1). FRORIEP nennt dieses Somit  $x$  und glaubt sich damit in Uebereinstimmung mit der Bezeichnungsweise von FÜRBRINGER und BRAUS. Mir scheint aber, daß diese Beziehung zu der Benennung von FÜRBRINGER und BRAUS nicht richtig ist. Nach BRAUS (1899) liegen die rudimentären Somite  $t$  und  $u$  unter dem Vagus, während das Somit  $v$  nur „mit seinem rostralen Rande medial vom Vagus liegt“. So zeigt auch die Fig. 2 bei BRAUS deutlich, daß das Somit  $u$  noch unter dem Vagus liegt, während das Somit  $v$  schon ein Spinalganglion aufweist, woraus hervorgeht, daß die Ganglienleiste über dem Somit  $v$  die Reihe der Somite überkreuzt. BRAUS beschreibt genau, daß das Somit  $v$

sich „mit seinem Vorderrand noch ein wenig über den Hinterrand des Vagus, medial von diesem, vorschiebt, im übrigen kaudal vom Vagus angeordnet ist“.

Ich bin also der Meinung, daß die Benennungen von FRORIEP mit denjenigen von BRAUS nicht übereinstimmen. Das Somit, welches ich als 8. (oder als 1. postbranchiales Somit der pentanchen Selachier) bezeichne, ist das Somit *v* von BRAUS und das Somit *x* von FRORIEP (FRORIEP 1901, Fig. IIa und 1902, Fig. 5).

Ich wollte anfangs die Bezeichnungen von FÜRBRINGER und BRAUS auch anwenden, habe dies aber dann unterlassen, weil die Bezeichnungen zu denen von FRORIEP nicht gepaßt hätten.

Ich halte das genannte 8. Somit (Somit *v* nach BRAUS) für einen sehr wichtigen Orientierungspunkt, jedenfalls einen viel sichereren Anhalt als das sog. „erste metotische Segment“. Das 1. metotische (postotische) Segment (d. h. das erste Segment hinter dem Ohrbläschen) ist, theoretisch betrachtet, das Glossopharyngeussegment. Da dieses aber keine Muskelplatte entwickelt, wird es gewöhnlich gar nicht gezählt. Das 2. metotische Segment ist das 1. Vagusomit; da dieses nur sehr wenige Muskelfasern entwickelt, wird es leicht übersehen und ist auch von BRAUS nicht beachtet worden; es muß nach der Bezeichnungsweise von FÜRBRINGER und BRAUS als Somit *s* bezeichnet werden. Das Somit *v* (nach der Bezeichnungsweise von BRAUS) gehört also, theoretisch betrachtet, dem 5. metotischen Segment an.

Nach VAN WIJHE (1883) liegt der Vagus über dem 6.—9. Somit. VAN WIJHE spricht dem 9. Somit noch einen Vagusast zu, er spricht also von 4 Vagusomiten. Ich halte dies nicht für richtig und bin der Ansicht, daß zum Vagus nur 3 Somite gehören. Es ist aber aus der Figur von VAN WIJHE (1883, Fig. 10) ersichtlich, daß das 4. Vagusomit dem Somit *v* (nach der Bezeichnung von FÜRBRINGER und BRAUS) entspricht. Das Somit 9 nach VAN WIJHE ist also dasselbe wie mein Somit 8, was damit übereinstimmt, daß ich am Vorderkopf ein Segment weniger zähle als VAN WIJHE indem ich sein 4. Somit nicht als selbständiges Gebilde anerkenne. Das 10. Somit von VAN WIJHE stimmt mit meinem 9. Somit überein, sowie mit dem Somit *w* von BRAUS und dem Somit *y* von FRORIEP; es ist das erste Somit, welches dorsalwärts bis zur vollen Höhe der folgenden Somite ansteigt und eine normale epitheliale Kuppe besitzt, während die Kuppe des vorhergehenden Somits (8. Somits) noch durch den Vagus zum Teil in der Entwicklung behindert ist.



Wie BRAUS sehr schön gezeigt hat, schwinden die Somite in der Richtung von vorn nach hinten. In den Stadien, welche 70 Ursegmente zeigen, sind die Somite *t* und *u* schon verschwunden, und bald darauf verschwindet auch das Segment *v* (das 8. nach meiner Zählung). Nach den Darlegungen von BRAUS ist das letzte zum Schädel gehörige Segment das Somit *z*, es gehören also zur Kopfregion der Selachier nach meiner Zählung 12 Segmente.

### Die Ganglien des Kopfes.

Was die Ganglien betrifft, so kann ich mich kurz fassen und auf die zwei in meinem Laboratorium gemachten Arbeiten von KLINKHARDT (1905) und GUTHKE (1906) verweisen; dort ist auch die Literatur berücksichtigt. Hier will ich nur wenige Punkte hervorheben.

Vor allem muß ich betonen, daß die Reihe der Ganglien des Kopfes der Reihe der Somite entspricht.

Betrachtet man die erste Figur von GUTHKE, welche sich auf *Torpedo* bezieht (Textfig. 4), oder die Figur von KLINKHARDT, welche *Spinax* betrifft (Textfig. 7), so sieht man auf den ersten Blick, daß das Facialis-Acusticus-Ganglion über dem Hyoidbogen liegt, das Glossopharyngeusganglion über dem Glossopharyngeusbogen und die Vagusganglien über den Vagusbögen. In entsprechender Weise liegt das Trigeminalganglion über dem Mandibularbogen. Es bleibt dann am Vorderende noch das Ciliarganglion übrig, welches man unbedenklich der Prämandibularhöhle zuordnen kann.

Sehr bald treten aber Verschiebungen auf, welche das ursprünglich so einfache Schema verwischen. Schon in dem folgenden Stadium (Textfig. 5 u. 8) hat man den Anschein, als ob das Facialis-Acusticus-Ganglion auch zu dem Mandibularbogen gehöre. In dem späteren Stadium ist außerdem in der Gegend hinter dem Ohrbläschen die segmentale Anlage der Ganglien ganz verwischt, da der Glossopharyngeus und die Vagusäste scheinbar alle zusammen einen einheitlichen Ursprung haben (Textfig. 6). Wenn man den ursprünglichen Bau des Kopfes erkennen will, muß man natürlich von allen diesen sekundären Verschiebungen absehen.

Indem ich die Kopfganglien den einzelnen Kiemenbögen zordne, kann ich mich auch auf KOLTZOFF<sup>1)</sup> berufen, welcher durch

1) N. K. KOLTZOFF, *Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri*, Moskau 1902. (Bull. de Moscou, 1901.)

seine Beobachtungen an *Petromyzon* zu der Ansicht kam, daß sich in jedem Intersomitenraum je ein Ganglion befindet. Nach KOLTZOFF liegt daß Ganglion I des Trigemini (d. h. das Ciliarganglion) zwischen dem Prämandibularsomit und dem Mandibularsomit, das Ganglion II des Trigemini (Hauptganglion des Trigemini) zwischen dem Mandibularsomit und dem Hyoidsomit, das Facialis-Acusticus-Ganglion und das Glossopharyngeusganglion hinter den beiden folgenden Somiten. Den Vagus betrachtet KOLTZOFF als einen zusammengesetzten Nervenkomplex, „welcher sich auf zahlreiche Segmente bezieht“. Ich stehe mit KOLTZOFF auch insofern in Uebereinstimmung, als er zwischen je zwei Kiemenspalten ein Somit annimmt. KOLTZOFF schreibt (l. c. p. 571): „Die acht Visceralsäcke des Neunauges liegen zwischen dem Mandibularbogen und dem ventralen Fortsatz des 10. Somits, entsprechend auf diese Weise 8 Intersomitalräumen.“ Ich habe in Fig. 4 auf Taf. XXIII eine Figur von KOLTZOFF in etwas vereinfachter Weise reproduziert und die Farben mit meinen Figuren übereinstimmend gewählt, um die Aehnlichkeiten hervortreten zu lassen.

Hinsichtlich der Spinalganglien ist noch die Frage zu erörtern, welchem Somit das erste Spinalganglion zukommt. Hält man die Kopfganglien für gleichwertig mit den Spinalganglien, so kann keinem Somit gleichzeitig ein Kopfganglion und ein Spinalganglion zukommen; die Spinalganglien müssen also bei dem Somit anfangen, vor welchem die Kopfganglien aufgehört haben. Da ich 3 Somite zum Vagus rechne, so ist nach meiner Auffassung zu erwarten, daß das erste Spinalganglion an dem 8. Segment meiner Rechnung, also an dem Somit *v* von BRAUS auftrete. An diesem Somit geht die Ganglienleiste über die Reihe der Somiten hinweg, und hier vermag sie also zum erstenmal ein medial von dem Somit liegendes Ganglion zu liefern, d. h. es ist die theoretische Möglichkeit zur Bildung eines Ganglions vorhanden.

Verfolgt man in der Frontalschnittserie die Reihe der Spinalganglien von hinten nach vorn, so erkennt man, daß die Ganglien

Fig. 4—6. Drei Figuren aus der Abhandlung von GUTHKE (1906).

Die Kopfganglien bei Embryonen von *Torpedo ocellata*, Fig. 4 im Stadium J—K, Fig. 5 im Stadium L, Fig. 6 im Stadium O.

*c* Ganglion ciliare (Trigeminus I), *tr* Trigemini-ganglion (Trigeminus II), *f* Ganglion des Facialis Acusticus, *gl* Glossopharyngeusganglion, *vI* erstes Vagusganglion, *vII* zweites, *vIII* drittes Vagusganglion, *g* Ganglienleiste, *gm* scheinbar gemeinsame Wurzel des Glossopharyngeus und des Vagus. *oc* Oculomotorius, *tr* Trochlearis, *sp* Spinalganglien, *ve* ventrale Wurzeln, *vo* vorderer Fortsatz des Trigemini-Ganglions oder Reste desselben.

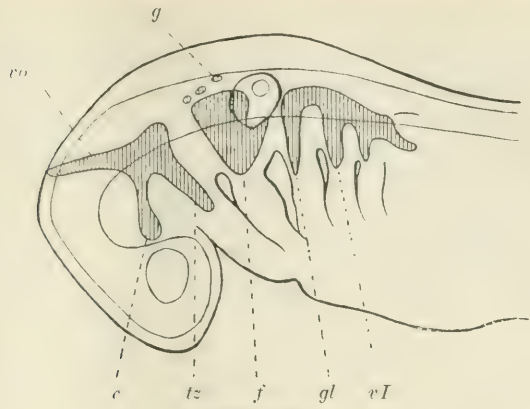


Fig. 4.

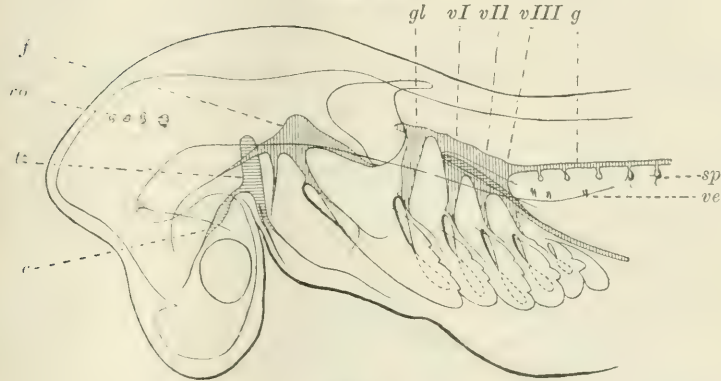


Fig. 5.

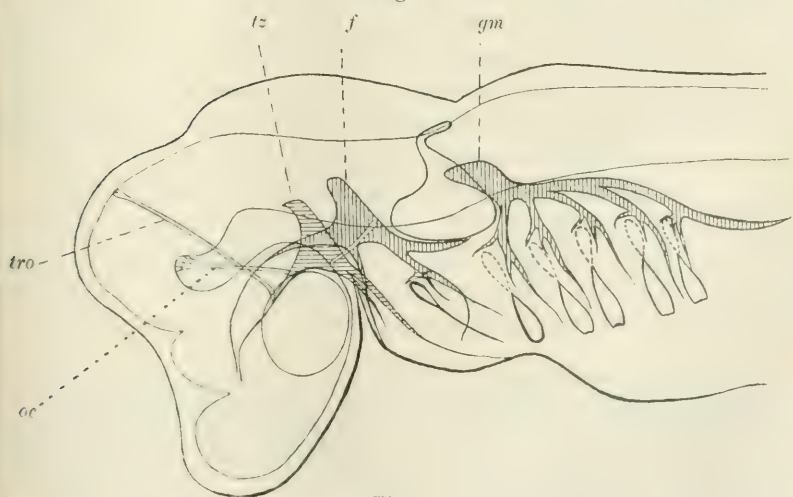


Fig. 6.



des 9., 10. und 11. Segments (der Somite *w*, *x*, *y* nach BRAUS) erheblich kleiner sind als diejenigen der folgenden Somite. Darin zeigt sich schon der rudimentäre Charakter dieser Ganglien (Textfig. 5). Ob an dem 8. Somit noch ein Ganglion vorkommt, ist mir beim Studium meiner Schnittserien zweifelhaft geblieben. BRAUS beschreibt wohl die kleinen rudimentären Ganglien der Somite *w* und *x*, bei dem Somit *v* spricht er zwar von einem „ventralen Auswuchs der Nervenleiste“, fügt aber hinzu: „es entwickelt sich kein Ganglion und keine dorsale Wurzel“ (l. c. p. 468).

Es ist in theoretischer Hinsicht von untergeordneter Bedeutung, ob man bei dem Somit *v* noch ein rudimentäres Ganglion nachweisen kann. Aber wichtig scheint mir die Tatsache, daß in den 3 Vagusomiten (*s*, *t*, *u*) keine Spinalganglienanlagen auftreten. Denn sie spricht zu Gunsten der oben besprochenen Auffassung, daß die Kopfganglien (Ciliarganglion, Trigeminalganglion, Facialis-Acusticus-Ganglion, Glossopharyngeusganglion und 3 Vagusganglien) den Spinalganglien entsprechen und deren Stelle vertreten, obgleich sie lateral von den Ursegmenten liegen. Diese eigenartige Lage der Kopfganglien steht wahrscheinlich in Beziehung zu der Plakodenbildung und ist demnach die Folge der Ausbildung der eigenartigen Sinnesorgane, als deren palingenetische Reste jetzt die Plakoden auftreten.

Schließlich muß ich noch einige Worte über die ventralen Wurzeln sagen. Sie scheinen mir für die ursprüngliche Segmentierung des Kopfes wenig Anhaltspunkte zu bieten. In Textfigur 5 sind drei kleine ventrale Wurzeln angedeutet, welche jeweils vor den kleinen Spinalganglien liegen, also den Segmenten 9., 10 und 11 (*w*, *x*, *y*) angehören. BRAUS fand noch eine ventrale Wurzel an dem vorhergehenden Somit, dem Somit *v* (dem 8. nach meiner Rechnung). Es wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß diesem Somit ursprünglich auch ein Spinalganglion zukam (vgl. oben).

Am Vorderkopf werden der Oculomotorius und der Abducens als ventrale Nerven aufgefaßt; ersterer wird meistens dem Trigeminus, letzterer dem Facialis-Acusticus zugeordnet<sup>1)</sup>. Ersterer innerviert diejenigen Augenmuskeln, welche aus dem Prämandibularsomit hervorgehen, letzterer den Rectus externus,

1) BEARD (1886) und KOLTZOFF (1902) betrachten den Oculomotorius als die ventrale Wurzel zu dem Ciliarganglion (Trigeminus I). Diese Ansicht paßt zu der Auffassung, daß das Ciliarganglion zu dem Prämandibularsomit gehört (S. 669), dessen Muskeln der Oculomotorius versorgt.

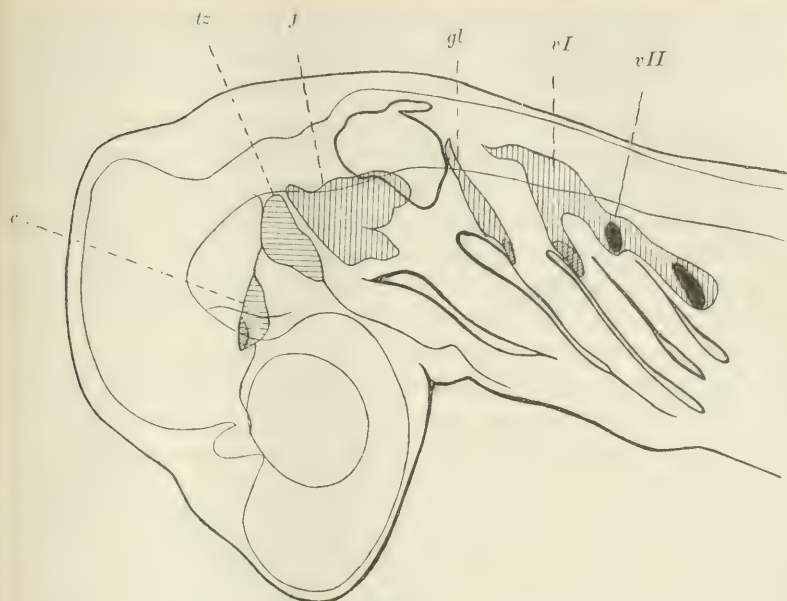


Fig. 7.

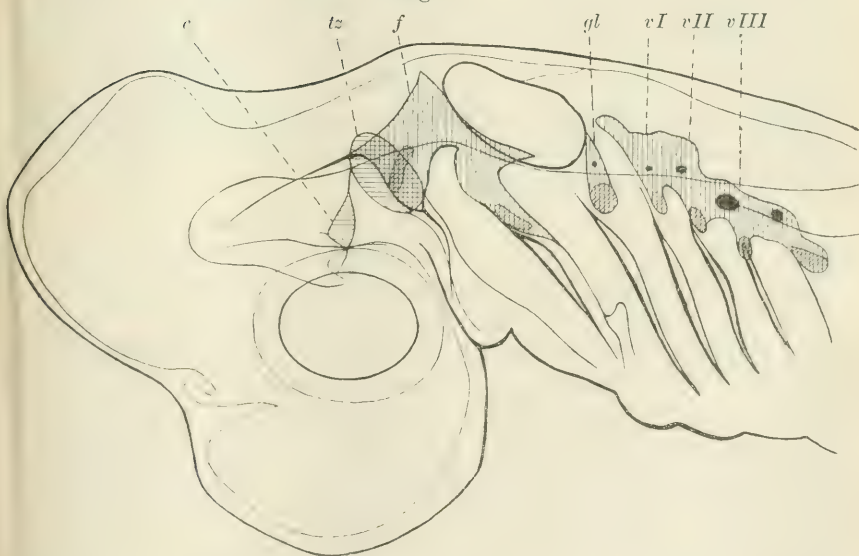


Fig. 8.

Fig. 7 u. 8. Zwei Figuren aus der Abhandlung von KLINKHARDT (1905). Die Kopfganglien bei Embryonen von *Spinax niger*, im Stadium L und im Stadium M—N. Die dunklen Stellen auf den Ganglien bedeuten Verbindungen mit dem Ektoderm.

c Ganglion ciliare (Trigeminus I), *tr* Trigeminusganglion (Trigeminus II), f Ganglion des Facialis Acusculus, g Glossopharyngeusganglion, vI erstes Vagusganglion, vII zweites, vIII drittes Vagusganglion.

welcher dem hinteren Teil des Mandibularsomits, sozusagen dem Uebergangsgebiet zwischen dem Mandibularsomit und dem Hyoidsomit angehört (p. 262). Da ich die Augenmuskeln für relativ junge Muskeln halte, welche nicht direkt aus segmentalen Muskeln hervorgingen, so meine ich, daß man die Innervierung der Augenmuskeln nicht zu phylogenetischen Schlüssen brauchen kann.

Ich gehe deshalb auch nicht auf das schwierige Problem des Trochlearis ein. Der Trochlearis innerviert den *Musc. obliquus superior*, welcher aus dem vorderen Teil des Mandibularsomits hervorgeht (vergl. p. 662). Nach FRORIEP (1891) entsteht er aus dem vorderen Ast der zu dieser Zeit noch zusammenhängenden Trigeminus- und Ciliarganglien (Textfig. 4 *vo*). Man könnte ihn also zum Trigeminus- oder zum Ciliarganglion rechnen. Ob diese Ansicht von FRORIEP richtig ist, läßt sich schwer entscheiden, da der Ast sich in Stücke auflöst (Textfig. 5), welche bis auf kleine Reste verschwinden, ehe man den Trochlearis erkennen kann. Ich kann in der Trochlearisfrage keine eigene Meinung aussprechen und verweise nur auf die Darstellung von GUTHKE, welche auch die Angaben von VAN WIJHE, FÜRBRINGER, C. K. HOFFMANN, MISS PLATT, MITROPHANOW und KOLTZOFF berücksichtigt (GUTHKE 1906, p. 43—49). Ich will nur noch erwähnen, daß VAN WIJHE und manche andere Autoren den Trochlearis als eine ventrale Wurzel betrachten und sie dem Trigeminus (Trigeminus II) zuweisen. Auch KOLTZOFF (1902, p. 542—546) hat sich entschieden in diesem Sinne ausgesprochen.

### Die ursprüngliche Segmentierung des Kopfes der Cranioten.

Aus den Befunden, welche man bei jungen Selachierembryonen erhält (p. 658—674), kann man folgendes Grundschema des Craniotenkopfes konstruieren (Taf. XXIII, Fig. 2 und 3).

Vor dem Mund liegt nur ein Segment. Es ist im Mesoderm charakterisiert durch das Prämandibularsomit. Als Ganglion gehört zu diesem Segment das Ciliarganglion.

Hinter dem Mund liegt das Mandibularsegment. Dazu gehört das Ganglion des Trigeminus. Auf dieses Segment folgt die 1. Kiemenspalte (das Spritzloch).

Das nächste Segment ist das Hyoidsegment. Das zugehörige Ganglion ist das *Facialis-Acusticus*-Ganglion. Hinter diesem Segment liegt die 2. Kiemenspalte.



Das 4. Segment ist das Glossopharyngeussegment mit dem Glossopharyngeusganglion. Auf dieses Segment folgt die 3. Kiemenpalte.

Das 5. Segment ist das erste Vagussegment mit dem ersten Ast des Vagus. Hinter demselben liegt die 4. Kiemenpalte.

Das 6. und 7. Segment sind die beiden folgenden Vagussegmente mit zwei Vagusästen. Zwischen dem 6. und 7. Segment liegt die 5. Kiemenpalte und hinter dem 7. Segment die 6. — Zu den folgenden Segmenten gehören Spinalganglien.

Diese Aufstellung bedarf aber noch einiger Erläuterungen. Was zunächst die mesodermalen Gebilde betrifft, so nimmt das Prämandibularsomit eine Ausnahmestellung ein, indem hier ein Unterschied von Ursegment und Seitenplatten nicht besteht. Das Prämandibularsegment liegt vor dem Mund, es ist ein präorales Gebilde. Wollte man glauben, daß der Mund aus der Verschmelzung zweier Kiemenpalten entstanden sei, so könnte man annehmen, daß das Prämandibularsomit ursprünglich unter dieser Mund-Kiemenpalte eine Verbindung mit dem Pericardium gehabt habe, wie das Mandibularsegment eine solche Verbindung besitzt.

Dafür liegt aber kein Anhaltspunkt vor. Ich bin daher der Ansicht, daß der Mund der Cranioten nicht aus Kiemenpalten hervorgegangen ist, sondern halte ihn für ein medianes und von Anfang an unpaares Gebilde.

Die Kiemenpalten sind paarige, laterale Gebilde; jede Palte liegt zwischen zwei Ursegmenten. An den Vagussomiten sieht man, daß die Myotome höher liegen als die Kiemenpalten; die letzteren entstehen also nicht zwischen den Myotomen, sondern zwischen den tiefer liegenden Teilen der Somite (zwischen den Mesomeren und Hypomeren nach VAN WIJHE, den Urwirbelkommunikationen nach RABL).

Bei der Betrachtung meiner Figuren 1—3 wird es evident, daß die trichterförmigen Oeffnungen, mit welchen die postbranchialen Ursegmente aus der Peritonealhöhle entspringen, ihre Homologa in der branchialen Region am unteren Ende der Kiemenbögen am Pericardium haben. Durch die Verlängerung der Kiemenpalten wurde also der untere Teil der Ursegmente in die Länge gezogen und bildet den epithelialen Schlauch, welcher durch den Kiemenbogen hindurchzieht. Am oberen Ende des Kiemenbogens (auf der Höhe der Aortenwurzeln) löst sich dieser Schlauch in

Mesenchym auf, ein Vorgang, welcher der Bildung des Sklerotoms entspricht (Textfig. 3).

Gehen wir bei dem Selachierembryo von hinten nach vorn, so sehen wir die oberen Teile der Somite allmählich verkümmern, da sie von den großen Ganglien bedeckt werden: das 8. Somit (das erste postbranchiale Somit der pentanchen Selachier) hat noch eine obere Kuppe, welche allerdings schon durch den Rand des Vagus niedergedrückt wird, die vorhergehenden Somite haben keine epithelialen Kuppen mehr. Das letzte und das vorletzte Vagussomit haben noch ein deutliches Myotom mit Muskelbildung (Myomer), das erste Vagussomit hat noch ein rudimentäres Myomer, die vorhergehenden Somite bilden gar keine Myomere mehr (vergl. das Schema Taf. XXIII, Fig. 2).

Durch das Wachstum des Gehirns und die damit in Verbindung stehende Kopfbeuge wird das Somit des Mandibularbogens sozusagen nach vorn umgekippt, so daß es anstatt einer vertikalen (dorsoventralen) Stellung eine schiefe, sogar nahezu horizontale Lage erhält (Taf. XXIII, Fig. 1 u. 2). In geringerem Grade findet eine solche Verschiebung auch bei dem Hyoidbogen statt. Denkt man sich das Mandibularsegment in seine ursprüngliche Lage, so zeigt das Vorderende ein Bild wie das Schema Taf. XXIII, Fig. 3. Auf dieses Bild komme ich später bei der Besprechung des *Amphioxus* zurück (S. 680).

### ***Amphioxus* und die Urgeschichte des Wirbeltierkopfes.**

Schließlich muß ich noch das niederste Wirbeltier, den *Amphioxus*, in Betracht ziehen. Wenn die im vorigen Abschnitt ausgesprochene Theorie richtig ist, so muß sie sich mit den Beobachtungen an *Amphioxus* in Beziehung setzen lassen. *Amphioxus* interessiert uns aber nicht allein wegen des Uebergangs von den Acraniern zu den Cranioten, sondern auch deshalb, weil man aus seiner Entwicklung nach dem biogenetischen Grundgesetz einige Züge der ältesten Stammesgeschichte der Wirbeltiere herauslesen kann.

In der Entwicklung des *Amphioxus* sind palingenetische und cänogenetische Vorgänge gemischt, und ich glaube, daß man die Asymmetrie der Larven und das ungleichmäßige Erscheinen der beiden Kiemenspaltenreihen als sekundäre

Abänderungen ansehen muß<sup>1)</sup>. Aber die ersten Vorgänge bei *Amphioxus* und die junge Larve, solange sie noch symmetrisch ist, halte ich für palingenetisch und schließe daraus nach dem biogenetischen Grundgesetz auf folgende Entwicklungsweise des Wirbeltierkopfes<sup>2)</sup>.

Gehen wir von der *Gastrula* aus, so müssen wir annehmen, daß sie sich ursprünglich durch den *Blastoporus* ernährte. Die *Medullarplatte* wimperte ursprünglich die Nahrung nach dem *Blastoporus* hin und konnte dabei auch schon die Funktion eines Sinnesepithels besitzen. Als die *Medullarplatte* sich zum *Medullarrohr* umgestaltete, ging der Strom des Wassers durch den vorderen *Neuroporus* ein und gelangte durch den *Canalis neurentericus* in den Darm (Textfig. 9). Es ist bekannt, daß die Flimmerung in dem *Medullarrohr* der

1) Ich kann daher die Theorien außer acht lassen, welche GOLDSCHMIDT an die Beschreibung der asymmetrischen *Amphioxides*-Formen angeknüpft hat (R. GOLDSCHMIDT, *Amphioxides*, in: *Wiss. Ergebnisse der Deutschen Valdivia-Expedition*, Bd. XII, Jena 1905).

Die merkwürdigen *Amphioxides*arten haben die größte Ähnlichkeit mit den Larven von *Amphioxus lanceolatus* in dem Stadium, in welchem nur die eine Reihe der Kiemenspalten (die spätere linke) angelegt ist, welche sich zu dieser Zeit median an der Unterseite des Körpers befindet.

GOLDSCHMIDT faßt neuerdings die *Amphioxides*arten als neotenische Larven auf, welche infolge pelagischer Lebensweise sich nicht umwandelten, sondern in der Larvenform geschlechtsreif wurden (*Amphioxides* und *Amphioxus*, *Zoolog. Anz.*, Bd. XXX, 1906, p. 446). Ich halte diese Auffassung für durchaus einleuchtend, glaube aber, daß man gerade auf Grund dieser Anschauung davon absehen muß, die *Amphioxides*formen als Repräsentanten eines ursprünglichen Wirbeltiertypus zu betrachten.

2) Ich habe die Grundzüge meiner Theorie schon in meinem Lehrbuche in kurzer Form ausgesprochen (H. E. ZIEGLER, *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere*, Jena 1902, p. 57). — Eine Entgegnung gegen meine Theorie hat D. ROSA veröffentlicht (*Il canale neurenterico ed il blastoporo anale*, *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Univ. di Torino*, Vol. XVIII, 1903). Wie GEGENBAUR meint auch ROSA, daß der *Canalis neurentericus* eine cänogetische Bildung sei, an welche man keine phylogenetischen Schlüsse anknüpfen dürfe. Ich kann diese Meinung nicht teilen, da der *Canalis neurentericus* bei den Embryonen aller Klassen der Wirbeltiere (mit Ausnahme der *Teleostei*) vorkommt und daher sehr wohl für ein uraltes Organ der Wirbeltiere gehalten werden kann.



Amphioxuslarve von vorn nach hinten geht (HATSCHKE 1882). Mund, After und Kiemenspalten waren zu dieser Zeit noch nicht vorhanden. Wohl aber bestand schon die segmentale Muskulatur<sup>1)</sup>, welche schlängelnde Bewegungen des Körpers ermöglichte (vergl. die Amphioxuslarve Textfig. 10).

Das durch den Canalis neurentericus in die Darmhöhle eintretende Wasser mußte zuweilen durch Kontraktionen der über dem Darm liegenden segmentalen Muskulatur wieder entfernt werden<sup>2)</sup>.



Fig. 9. Amphioxus-Larve im Stadium der Neurula (Gastrula mit Medullarrohr), nach HATSCHKE, schematisiert.

Diese rückläufige Bewegung des Wassers war natürlich eine unvollkommene Einrichtung, und es muß daher zuerst die Bildung des Afters erfolgt sein. Nun wurde das Wasser, welches durch das Neuralrohr kontinuierlich mit den Nahrungsteilchen in den Darm kam, periodisch durch Kontraktion der Muskulatur durch den After ausgestoßen.

Erst die folgende Stufe ist durch die Bildung der Kiemenspalten und des Mundes charakterisiert. Nun ging das Wasser durch den Mund und die Kiemenspalten ein, und der Canalis neurentericus wurde überflüssig. Infolge dessen obliterierte der Canalis neurentericus. So konnte das Medullarrohr, welches schon bisher zur Prüfung

1) VAN WIJHE (1906, p. 38) schreibt über die erste Entstehung der Muskulatur folgendes: „Ich halte die Segmentierung der Chordaten für völlig unabhängig von derjenigen der Anneliden und Arthropoden und für gleichzeitig mit der Chordabildung entstanden. Die Vorfahren der Chordaten waren kleine Tiere, deren dorsale Darmwand sich in Anpassung an die Schwimmbewegung zu einem etwas starren Stützgewebe umbildete, welches der Vorläufer der sich später abschnürenden Chorda war. An jeder Seite der Chorda entstand ein Muskelband. Das Band war segmentiert, und jedes Segment hatte die Länge einer Muskelzelle, wie dies noch jetzt bleibend bei den Appendicularien der Fall ist.“

2) Es war unvermeidlich, daß mit der Nahrung auch sehr viel Wasser in den Darm kam. Vielleicht diffundierte ein Teil des Wassers in das Cölom und wurde von da durch die Exkretionsorgane nach außen geleitet. Aber solange kein After bestand, mußte jedenfalls periodisch eine Entleerung der Darmhöhle durch das Medullarrohr erfolgen zur Entfernung der unverdaulichen Reste der Nahrung.

des Wassers und der Nahrungsbestandteile ein Sinnesepithel enthielt, ein ausschließlich nervöses Organ, das Zentralorgan des Nervensystems werden.

Ob der Mund früher entstanden ist als die Kiemenspalten oder später, das ist eine Frage von untergeordneter Bedeutung. War der Mund <sup>1)</sup> früher da, so diente er hauptsächlich der Ernährung, bis er mit der Entstehung der Kiemenspalten auch eine große Bedeutung für die Respiration erhielt. Waren die Kiemenspalten früher da, so mußten sie periodisch Wasser eintreten lassen und konnten in dieser Art sowohl eine nutritorische als auch eine respiratorische Funktion haben. Auch bei *Amphioxus* hat ja der Kiemendarm neben der respiratorischen Bedeutung noch eine Wichtigkeit für die Ernährung, wie aus folgender Beschreibung von VAN WIJHE (1906) hervorgeht: „Im Meerwasser schwebende Teilchen werden mit dem Atemwasser aufgenommen, zu einem Strange verklebt, bei welchem das Sekret der Hypobranchialrinne (Endostyl, Schilddrüse) eine wichtige Rolle spielt, und gelangen so weiter in den Speisedarm, während das Wasser durch die Kiemenspalten abfließt.“

Die Kiemenspalten konnten nicht an beliebigen Stellen durchbrechen, da die Somite den Darm schon umgaben; sie konnten also nur zwischen den Somiten durchbrechen, und zwar zwischen den unteren Teilen derselben. Daraus folgt, daß die Kiemenspalten ursprünglich metamere Organe gewesen sind, wie ich das schon vorhin ausgeführt habe (p. 674 und 675). Die Spalten liegen intersegmental.

Auf Grund dieser Theorie muß man erwarten, daß die Kiemenspalten bei *Amphioxus* metamer angelegt werden; das ist in der Tat der Fall. HATSCHKE schreibt darüber folgendes (B. HATSCHKE, Die Metamerie des *Amphioxus* und des *Ammocoetes*, Verh. der Anat. Gesellsch., 1892, p. 145): „Die ersten während der larvalen Entwicklung entstandenen Kiemenspalten sind metamer angeordnet. Diese Metamerie ist nur in den ursprünglichen Lagebeziehungen zu den Myomeren begründet; bestimmte Beziehungen zu den metameren Nerven sind durch die Plexusbildung aufgehoben. Nach der Metamorphose findet eine successive Neubildung von Kiemenspalten am hinteren

---

1) Ich spreche hier von dem Mund der ursprünglichen Wirbeltiere, welcher ein unpaares medianes Gebilde ist (vergl. p. 675). Von dem Mund des *Amphioxus* wird später die Rede sein (p. 681).

Rande des Kiemenkorbes statt, und es wird so im Laufe des Wachstums noch eine große Zahl von Kiemenspalten gebildet, ohne daß hierzu wesentlich neue Metamerenbezirke herangezogen werden. Die alten Kiemenspalten werden dabei von den neuen nach vorn zusammengedrängt.“

Da bei *Amphioxus* die ersten Kiemenspalten metamer angeordnet sind<sup>1)</sup> und jedem Myomer ein Nervenpaar zukommt (s. Textfig. 1), so sehe ich darin eine Bestätigung der Auffassung, welche ich oben bei der Besprechung der Cranioten vertreten habe, daß jedem Kiemenbogen ein Somit und ein Ganglion entspricht.

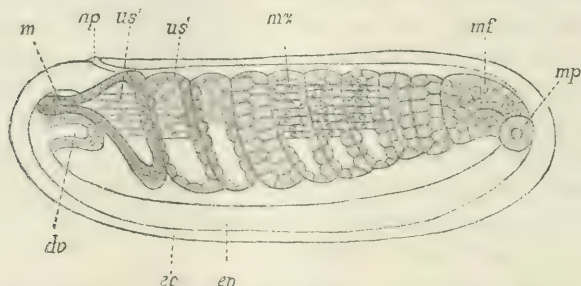


Fig. 10. Embryo von *Amphioxus* mit 9 Ursegmenten. (Nach HATSCHKE aus KORSCHULT und HEIDER.) *dv* vorderes Entodermdivertikel (linkes Entodermstäckchen HATSCHKEs), *cc* Ektoderm, *en* Entoderm, *m* vorderer Fortsatz des sog. 1. Ursegments (*us'*), *mf* ungegliederter Teil des Mesoderms, *mp* HATSCHKEs Mesoderm-Polzellen, *mz* Muskelbildungszellen, *np* vorderer Neuroporus.

Es bleibt nun nur noch die Frage; welches Segment des *Amphioxus* entspricht dem Kieferbogen der anderen Wirbeltiere? Ich teile die Ansicht von VAN WIJHE (1894, 1901 und 1906), daß das sogenannte erste Segment des *Amphioxus*, welches den eigenartigen Fortsatz nach vorn besitzt, dem Mandibularsegment der anderen Wirbeltiere entspricht. Man sieht den Fortsatz an den Textfig. 1 und 10. Auch bei dem von GOLDSCHMIDT beschriebenen *Amphio-*

1) An Fig. 11, welche der Arbeit von WILLEY entnommen ist kann man ebenfalls erkennen, daß die Anlagen der Kiemenspalten den Somiten entsprechen, obgleich die Verhältnisse durch die ungleichzeitige Anlage der beiden Kiemenspaltenreihen kompliziert sind. Die 6 Kiemenspaltenanlagen der rechten Seite liegen offenbar zwischen 6 Somiten, die 14 Kiemenspalten der linken Seite zwischen 14 Somiten. — Auch GOLDSCHMIDT (1905) spricht von der segmentalen Lage der Kiemenspalten bei den *Amphioxides*arten.



xides ist dieser Fortsatz sehr deutlich zu sehen (l. c. Taf. VII, Fig. 33 *Rht*). Nach HATSCHKE (1892) bildet er bei der Amphioxus-larve Muskeln, welche später rudimentär werden. Es ist evident, daß dieser Fortsatz an den nach vorn gehenden Teil des Mandibular-segments der Cranioten erinnert (vergl. Textfig. 10 mit Tafelfig. 3).

Da ich in der Homologisierung des Mandibularsomites mit VAN WIJHE übereinstimme, teile ich auch seine Meinung, daß das sogenannte „rechte Entodermsäckchen“ HATSCHKEs, welches VAN WIJHE „Schnauzenbläschen“ nennt, dem Prämandibularsegment der anderen Vertebraten homolog ist. Es entsteht nach HATSCHKE und nach VAN WIJHE aus dem Entoderm und gehört offenbar zu der Reihe der Ursegmente. Es bildet ein unpaares dünnwandiges Säckchen, welches den unteren Teil des präoralen Kopfabchnittes ausfüllt. Nicht allein VAN WIJHE, sondern auch KOLTZOFF (1902) und GOLDSCHMIDT (1906) homologisieren das Schnauzenbläschen (das rechte Entodermsäckchen) des Amphioxus mit der Prämandibularhöhle der Cranioten. Die mediane Verbindung der beiden Prämandibularhöhlen der Cranioten kann also in dem Sinne erklärt werden, daß die beiden Höhlen ursprünglich ein einziges unpaares Gebilde, ein präorales Cölom darstellten.

So komme ich schließlich noch auf die Frage, ob der Mund des Amphioxus dem Munde der anderen Wirbeltiere entspricht, wie dies HATSCHKE, WILLEY und FÜRBRINGER meinen. Es ist dies nicht so selbstverständlich, wie man auf den ersten Blick glauben könnte. VAN WIJHE vertritt mit beachtenswerten Gründen die Ansicht, daß der Mund des Amphioxus dem linken Spritzloch der übrigen Wirbeltiere entspricht<sup>1)</sup>. Da das Spritzloch dem Mittelohr der luftatmenden Wirbeltiere homolog ist, spricht VAN WIJHE seine Meinung in sehr drastischer Form mit folgenden Worten aus: „Amphioxus kann nicht hören; er frißt mit dem linken Ohre und hat infolgedessen den Mund verloren.“

Diese Ansicht von VAN WIJHE gründet sich auf die Tatsache, daß der Mund bei Amphioxus auf der linken Seite der Larve entsteht und von Nerven der linken Seite versorgt wird (während der Mund der Cranioten ein medianes Gebilde ist, vergl. p. 675); ferner auf die Beobachtung, daß der Mund hinter dem Mandi-

1) VAN WIJHE hat diese Ansicht schon im Jahre 1901 ausgesprochen (Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus, Petrus Camper, Deel I) und im Jahre 1906 ausführlicher dargelegt (Die Homologisierung des Mundes des Amphioxus und die primitive Leibesgliederung der Wirbeltiere, Petrus Camper, Deel IV, 1906).

bularsomit (also hinter dem sog. 1. Somit) gelegen ist. Wenn letzteres richtig ist — was ich nicht aus eigener Anschauung entscheiden kann — so muß man die Richtigkeit der Ansicht von VAN WIJHE anerkennen, daß der Mund des Amphioxus dem Munde der anderen Wirbeltiere nicht homolog ist. Die eigenartige Natur des Mundes des Amphioxus ist dann aus der Asymmetrie der Larve zu erklären. Diese Asymmetrie hängt mit der Bewegungsform der schwimmenden Larve zusammen, welche (wie HATSCHKE beobachtete) sich beim Vorwärtsschwimmen um ihre Achse dreht in der Richtung von rechts nach links, so daß also die linke Seite die vorangehende und infolgedessen die bevorzugte ist. Ferner wird angegeben, daß die asymmetrische Larve, wenn sie zu Boden sinkt, auf einer Seite liegt, nämlich auf der rechten, so daß der links liegende Mund nach oben gerichtet ist. Erst später, wenn die Larve ihre Lebensweise ändert, indem sie sich in den Sand eingräbt, wird der Bau mehr symmetrisch.

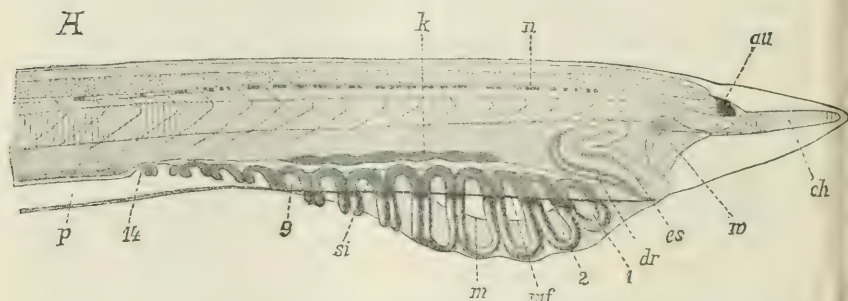


Fig. 11. Amphioxuslarve mit 14 Kiemenspalten der linken Seite. (Nach WILLEY aus KORSCHULT und HEIDER.) *au* Augenfleck, *es* Endostyl, *dr* kolbenförmige Drüse, *ch* Chorda, *m* unterer Rand des links liegenden Mundes, *mf* Rand der rechten Metapleuralfalte, *n* Medullarrohr, *w* Wimperorgan (Räderorgan).

Als das Antimer des Amphioxusmundes betrachtet VAN WIJHE die sog. kolbenförmige Drüse (Fig. 11 *dr*), welche an der rechten Körperseite entsteht (VAN WIJHE 1906, p. 11). Diese Auffassung ist für unsere Betrachtung von untergeordneter Bedeutung.

Wohl aber muß noch erwähnt werden, daß VAN WIJHE das Wimperorgan oder Räderorgan des Amphioxus (Fig. 11 *w*) als das Homologon des Mundes der Cranioten ansieht. Dieses Organ entsteht nach HATSCHKE aus dem Entoderm (als sog. linkes Entodermsäckchen); LEGROS leitete es aus dem Ektoderm ab, VAN WIJHE überzeugte sich an den Präparaten von MAC BRIDE und von LEGROS, daß es in der Tat durch eine kleine Aus-

stülpung des Entoderms angelegt wird (VAN WIJHE 1906, p. 13). Bei der Ausbildung des definitiven Mundes des Amphioxus (welcher ein größeres Gebiet umfaßt als der Mund der jungen Larve) kommt das Wimperorgan bekanntlich in die Mundhöhle zu liegen.

Die Eigenartigkeit des Amphioxus ist für meine Auffassung von untergeordneter Bedeutung. Amphioxus kommt nur insofern in Betracht, als wir an ihm ursprüngliche Eigenschaften der Wirbeltiere erkennen können. Die Befunde bei Amphioxus sind hier um so wichtiger, je mehr sie mit den Befunden bei Cranioten übereinstimmen. Ich ziehe daher aus der Entwicklung des Amphioxus vor allem folgende Schlüsse:

Die Ursegmente sind phylogenetisch älter als die Kiemen-spalten. Jede Kiemenspalte entsteht ursprünglich zwischen 2 Ursegmenten, jeder Kiemenbogen entspricht also einem Somit. Das sog. 1. Somit des Amphioxus entspricht dem Mandibularsomit der Cranioten. Das präorale Schnauzenbläschen des Amphioxus ist dem Prämandibularsomit der Cranioten homolog. Die phylogenetisch alten Ganglien des Kopfes der Cranioten (Ciliarganglion, Trigeminalganglion, Facialis-Acusticusganglion, Glossopharyngeusganglion und 3 Vagusganglien) entsprechen segmentalen Nerven des Amphioxus.

Der vordere Teil des Kopfes der Cranioten entspricht in Bezug auf die ursprüngliche Gliederung dem vordersten Teil des Amphioxus. Die weitgehenden Unterschiede, welche zwischen dem Kopf des Amphioxus und demjenigen der Cranioten bestehen, erklären sich einerseits aus der cänogenetischen Asymetrie der Amphioxus-Larve, andererseits aus dem großen Wachstum des Gehirns und der Entwicklung der großen Sinnesorgane (Nase, Auge, Ohr) bei den Cranioten.

---



## Tafelerklärung.

## Tafel XXIII.

## Figurenbezeichnungen:

<i>ch</i> Chorda	<i>md</i> Mandibularbogen und Mandibularsomit
<i>fac</i> Facialis-Acusticus-Ganglion	<i>pc</i> Pericardialhöhle
<i>gl</i> Glossopharyngeus-Ganglion	<i>vag</i> Ganglien des Vagus
<i>gll</i> Ganglienleiste	<i>v, w, x, y, z</i> die Bezeichnungen der Somite nach FÜRBRINGER und BRAUS
<i>G.c</i> Ganglion ciliare	<i>1—12</i> Zahlen der Somite nach meiner Auffassung.
<i>hy</i> Hyoidbogen und Hyoidsomit	
<i>m</i> Muskelplatten der Myotome	
<i>mc</i> Microcoele (kleine Höhle im Mesenchym); s. S. 661	

Die rote Farbe bedeutet in allen Figuren mesodermale und mesenchymatische Zellen; die gelbe Farbe bezeichnet die Ganglienleiste und die Ganglien.

Fig. 1. Zeichnerische Rekonstruktion der Mesodermsegmente bei einem Embryo von *Torpedo ocellata*, Stadium J—K, ausgeführt von P. BROHMER, vervollständigt von H. E. ZIEGLER. Es lag eine Serie von Frontalschnitten zu Grunde, deren Richtung durch die langen schwarzen Linien bezeichnet ist. Die gelbe Linie bedeutet die ventrale Grenzlinie der Ganglien.

Fig. 2. Schematisiertes Bild der Mesodermsegmente (Somite) desselben Embryos.

Fig. 3. Vereinfachtes Schema des Wirbeltierkopfes (S. 676). Man sieht die Kiemenspalten, die Kopfsegmente und die Kopfganglien.

Fig. 4. Kopie einer Figur von KOLTZOFF, welche sich auf *Petromyzon Planeri* bezieht (KOLTZOFF 1902, Taf. VI, Fig. VIII und IX). Die rote Linie und die roten Zahlen bezeichnen die Kopfsegmente.

# Ueber die *Ctenophore Eurhamphaea vexilligera*.

Von

**Constantin N. Jonesen,**

Gymnasialprofessor in Jassy (Rumänien).

Hierzu Tafel XXIV und 2 Figuren im Text.

---

Die *Eurhamphaea vexilligera* GEGENBAUR ist unter den Ctenophoren des Mittelmeeres eine der seltensten. Daher ist sie auch bis jetzt nicht vollständig und genau bekannt geworden. Diese Tatsache veranlaßt mich, eine neue Beschreibung dieses merkwürdigen Tieres zu geben.

Die Art wurde von GEGENBAUR (1856) entdeckt und beschrieben; seine Angaben sind zutreffend, aber sie geben kein vollständiges Bild der Organisation, da er das Tier nur kurze Zeit studieren konnte, wie er selbst sagt: „Es wurden zwei Exemplare beobachtet, beide an einem Tage im Monat Februar.“

Vor GEGENBAUR hat SARS (1856) als *Mnemia elegans* ein Tier beschrieben, welches er bei Messina gefunden hatte und welches der vorliegenden Species ähnlich ist; da seine Beschreibung sehr kurz ist und keine Abbildung beigefügt wird, bleibt es zweifelhaft, ob die von SARS beschriebene Species mit der vorliegenden identisch ist.

Später ist die Ctenophore auch von H. FOL (1859) beobachtet worden, welcher sich aber besonders mit der Embryologie der Species beschäftigte. Er traf das Tier bei den Canarischen Inseln in Menge an.

CHUN erwähnt aber in seiner großen Monographie: „Die Ctenophoren des Golfes von Neapel“ nur ein einziges Exemplar, welches er in Neapel im Monat März 1875 gefunden hat. — Wahrscheinlich ist die *Eurhamphaea* nicht für das Mittelmeer charakteristisch, weil man von 1856 bis jetzt nur so wenige Exemplare bei Neapel

gefunden hat; ich glaube, daß sie von der Strömung aus dem Atlantischen Ozean in das Mittelmeer geführt wird.

Ich habe meine Beobachtungen am lebenden Tiere gemacht, da es mir gelang, das Exemplar mehrere Tage am Leben zu erhalten. Ich bekam das Tier in der Zoologischen Station zu Neapel am 25. März 1907; ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle Herrn Dr. LOBIANCO meinen besten Dank für die Ueberlassung des so seltenen Tieres auszusprechen.

*Eurhamphaea vexilligera* ist in hohem Grade durchsichtig; die Länge beträgt 8 cm, die Breite 3,5 cm. Die Bewegungen im Wasser sind denen der *Callianira* ähnlich, aber etwas langsamer.

Man muß das Tier in den beiden charakteristischen Ebenen betrachten, indem man das eine Mal auf die Magenebene, das andere Mal auf die Trichterebene blickt. Um die Beschreibung zu erleichtern, vergleiche ich die Gestalt des Tieres mit der eines Prismas, dessen Grundfläche ein Rechteck ist. Wenn wir das Tier von der breiteren Seite betrachten, so sehen wir die Magenebene vor uns; wenn wir es aber von der schmäleren Seite betrachten (Fig. 2), bietet sich uns das Tier in der Trichterebene dar. Wie alle gelappten Ctenophoren, so ist auch *Eurhamphaea* in der Trichterebene zusammengedrückt (Textfig. 1 und 2).

Ein Hauptmerkmal dieser Tierart ist der Besitz von zwei schnabelförmigen Fortsätzen, welche in der Trichterebene liegen und zwar inmitten der breiteren Seite (Textfig. 1 und 2).

Diese Fortsätze beginnen, wie schon GEGENBAUR angab, in der Gegend des Sinnespoles, laufen nach außen auseinander und endigen jeder in einem fadenförmigen, kontraktilen rotgefärbten Fortsatz (Textfig. 1 und 2, Tafelfig. 1 und 2).

CHUN hat diese schnabelförmigen Fortsätze mit denen der *Callianira* verglichen, aber ich finde bei *Eurhamphaea* einen Unterschied, den CHUN nicht erwähnt hat: beide Arten besitzen zwar solche Fortsätze in der Trichterebene; *Callianira* ist jedoch in der Magenebene zusammengedrückt, so daß die Fortsätze eine Verlängerung der schmäleren Seiten bilden, während sie bei *Eurhamphaea* eine Verlängerung der breiteren Seiten darstellen. Andererseits besitzen die Fortsätze von *Callianira* vier kleine Flächen und vier Kanten, während *Eurhamphaea* dreikantige Fortsätze hat mit drei Flächen und mit einer mittleren und zwei seitlichen Kanten (Textfig. 2).

Das Tier besitzt am oralen Pol zwei halbkreisförmige und vollständig durchsichtige Schilder oder Schirme, welche in der



Trichterebene ausgebreitet sind. Gewöhnlich sind die Schilder so gebogen, daß ihre freien Ränder an der Trichterebene nahe zusammenkommen (Textfig. 2); manchmal aber öffnen sie sich und nehmen dabei die Form eines Halbkreises an, wie dies in der Tafelfig. 1 durch die punktierte Linie angegeben ist.



Fig. 1.



Fig. 2.

Fig. 1 und 2. *Eurhamphaea vexilligera* GEGENBAUR, als undurchsichtiges Objekt gezeichnet (nach einem Tonmodell).

Fig. 1. Blick auf die Trichterebene. Fig. 2. Blick auf die Magenebene.

Die Schilder von *Eurhamphaea* sind größer als die von *Bolina* und kleiner als die von *Eucharis*; ebenso läßt sich die Verästelung ihrer Kanäle als eine Uebergangsform zwischen *Bolina* und *Eucharis* betrachten. Ich habe diese Kanäle weggelassen, um die Zeichnung nicht zu verwirren, doch sind sie genau so, wie sie GEGENBAUR beschrieben hat.

Wenn wir auf die Magenebene blicken (Textfig. 2), sehen wir unter den Schildern zu beiden Seiten der Medianlinie zwei charakteristische Verlängerungen, welche Aurikel genannt werden; sie sind kleiner als diejenigen von *Bolina*. Die beiden Aurikel sind annähernd senkrecht gegen die Trichterebene gerichtet, d. h. sie stehen fast horizontal, und besitzen an der oralen Seite eine konvexe und an der aboralen Seite eine konkave Oberfläche. An dem Rand der Aurikeln sieht man kleine Cilien, welche sich gleichmäßig bewegen, wodurch eine leichte Bewegung der Aurikeln hervorgerufen und gleichzeitig Wasser zum Mund geführt wird.

Der Körper besitzt acht Rippen mit Schwimmlättchenreihen, von denen vier subtentakulare und vier subventrale Rippen sind.

Die subventralen Rippen (Fig. 1 *Sv.R.*) liegen an den Rändern der kleineren Seiten (Fig. 2); sie besitzen Schwimmlättchen von gleicher Form wie die von *Eucharis*; die Entfernung der Plättchen voneinander ist jedoch etwas größer, auch ist ihre Zahl geringer. Von den Schwimmlättchenreihen gehen feine Flimmerstreifen bis in die Nähe des Sinnesorgans. Nach der Mitte der Kleinseiten zu vergrößern sich die Schwimmlättchen bedeutend und nehmen von da wieder an Größe ab. Von der Mitte des Schirmes an werden sie wieder durch kleine Cilien ersetzt, welche endlich verschwinden.

An der inneren Seite der subventralen Rippen sieht man auch ohne Lupe zwei Reihen roter und verhältnismäßig großer Punkte, die zwischen den Schwimmlättchen liegen. Diese roten Punkte, welche Drüsen sind, setzen sich, indem sie immer kleiner werden, auf die Schilder fort und die Reihe endet in zwei größeren Punkten am Rande der Schilder (Fig. 1 u. 2).

GEGENBAUR hat einen zwischen diesen beiden Endpunkten gelegenen roten Pigmentfleck beschrieben, den ich jedoch nicht bemerken konnte.

Diese roten subventralen Drüsenreihen haben eine besondere Eigenschaft, indem sie, wenn das Tier angegriffen wird, eine rote Flüssigkeit ausstoßen, welche im Wasser orangerot wird. Ich habe zur Beobachtung dieses Phänomens, auf welches FOL zuerst hingewiesen hat, mehrere Experimente angestellt und bemerkt, daß die Flüssigkeit nicht auf einen Stoß abgesondert wird, sondern in successiver Weise der Bewegung der Schwimmlättchen entsprechend, und zwar vom oralen Pol aus zu dem aboralen Pol hin fortschreitend. Man kann dieses Phänomen mit dem Ausstoßen der Tintenflüssigkeit bei den Cephalopoden vergleichen; in unserem Falle geht aber die Entleerung successiv durch eine ganze Reihe von Drüsen hindurch. Man kann den Vorgang gut mit einem Lauf auf den Tasten eines Klaviers vergleichen.

Die Struktur dieser Drüsen und ebenso die chemische Natur des Drüsenpigments sind noch nicht studiert; wahrscheinlich haben wir es mit einer zusammengesetzten Farbe zu tun, welche sich im Wasser zersetzt.

Die Farbe des in den Drüsen enthaltenen Pigments ist von dem der *Callianira* durchaus verschieden, so daß wir auf Grund

der Natur der Pigmente diese beide Arten nicht miteinander in verwandtschaftliche Beziehung bringen können.

Um eine Erklärung für die Entleerung der Farbe geben zu können, muß man sie als ein Verteidigungsmittel des Tieres betrachten.

Die subtentakularen Rippen (Fig. 1 *st.R*) beginnen als feine Flimmerstreifen etwas unter den Aurikeln. Die Flimmerstreifen gehen in die Reihe der Schwimmlättchen über. Die Entfernung zwischen diesen Schwimmlättchen ist größer als bei *Eucharis*. Die beiden Reihen der Schwimmlättchen setzen sich auf die beiden seitlichen Kanten der schnabelförmigen Fortsätze fort, an deren Spitze sie wieder in Flimmerstreifen übergehen, die sich vereinigen (Tafelfig. 2).

An der äußeren Seite der subtentakularen Rippen bemerkt man mit der Lupe je eine Reihe kleiner roter Punkte, welche zwischen den Schwimmlättchen liegen. Diese Punkte sind viel kleiner als diejenigen, welche an den subventralen Rippen zu sehen waren. Eine Entleerung der Farbe habe ich hier nicht bemerkt.

Das Gastrovascularsystem. Der Mund liegt in der Magenebene und hat die Form einer Falte, die durch zwei Mundlappen gebildet wird. Auf die Trichterebene blickend sieht man auf beiden Seiten des Mundes die Tentakelscheide (Fig. 1 u. 2 *Tsch*) und ein Bündel von Fangfäden.

Während bei *Eucharis* der Tentakel sehr gut entwickelt ist, fehlt er bei *Eurhamphaea* vollständig. An den Rändern der Mundlappen bemerkt man eine Rinne, die sich bis zu den Punkten *zz'* erstreckt und kleine Fangfäden besitzt. Der Magen (*M*) hat die Form eines Sackes, der in der Trichterebene zusammengedrückt ist.

Von dem Trichter entspringen 2 Magengefäße, die an den breiteren Seiten des Magens liegen und sich in der Gegend des Mundes in 2 Aeste teilen (die Magengefäßschenkel Fig. 2 *Mgsch*), welche in den Punkten *zz'* mit den Subtentakulargefäßen kommunizieren. Die Tentakelgefäße verlaufen in einem Bogen neben dem Magen und endigen in den Tentakelscheiden. Das Trichtergefäß läuft nach dem Aboralpol; an seinem unteren Ende befindet sich das Zentralnervensystem, d. h. der Sinneskörper (*So* Fig. 1).

Vom Trichter entspringen 4 Interradiargefäße, die sich wieder verzweigen, wodurch 8 Gefäße entstehen, nämlich die 4 subtentakularen und die 4 subventralen, welche den entsprechenden Rippen folgen.



Der Teilungspunkt der Interradiärgefäße besitzt hier noch eine Eigentümlichkeit. Bei *Bolina* findet die Teilung im Niveau des Sinneskörpers statt, bei der ausgebildeten *Eucharis* unter diesem Niveau (nach dem Aboralpol), bei *Eurhamphaea* über diesem Niveau (nach dem Oralpol hin). CHUN hat gefunden, daß bei Larven von *Eucharis* die Teilung ebenfalls über dem Sinneskörper geschieht. *Eurhamphaea* zeigt also in diesem Verhalten einen Uebergang zu *Eucharis*.

Die subtentakularen Gefäße setzen sich unter den entsprechenden Rippen fort und vereinigen sich an der Spitze der großen Fortsätze. Diese Kommunikation ist charakteristisch für *Eurhamphaea*, denn so ergibt sich dadurch ein Zusammenhang des Systems, der den anderen gelappten Ctenophoren fehlt.

Die subventralen Gefäße entspringen in der Nähe des Trichters, beschreiben dann einen Bogen, gehen hierauf nach oben unter den entsprechenden Rippen und verzweigen sich endlich im Schirm.

Nach dem äußeren Charakter und nach der Anordnung des Gastrovascularsystems ist die *Eurhamphaea* einer jungen *Eucharis* ziemlich ähnlich; daher kann man sie als eine Uebergangsform zwischen *Bolina* und *Eucharis* betrachten.

Jena, Zoologisches Institut, Februar 1908.

### Literatur.

- SARS, Middelhavets littoral fauna, 1856. *Mnemia elegans*.  
 GEGENBAUR, C., Studien über Organisation und Systematik der Ctenophoren. Archiv für Naturgeschichte, Bd. XXII, 1856.  
 FOL, H., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. Med. Inaug.-Dissert. Berlin, 1869.  
 CHUN, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1880.  
 HAECKEL, Ursprung und Stammesverwandtschaft der Ctenophoren, 1879.  
 HERTWIG, R., Ueber den Bau der Ctenophoren. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XIV, 1880.  
 CLAUS, C., Ueber Deiopea kaloktenota (CHUN) nebst Bemerkungen über die Architektonik der Rippenquallen. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. VII, 1886.

### Tafelerklärung.

#### Tafel XXIV.

<i>Msch</i> Mundschirm	<i>Tr</i> Trichter
<i>o</i> Oralpol	<i>Trg</i> Trichtergefäß
<i>s</i> Sinnespol (Aboralpol)	<i>C.ir</i> interradiale Gefäßstämme
<i>Mgsch</i> Magengefäßschenkel	<i>C.ad.st</i> adradial-subtentakulare Gefäßstämme
<i>T.sch</i> Tentakelscheide	<i>C.ad.sv</i> adradiale subventrale Gefäßstämme
<i>Mr</i> Mundrinne	<i>Sv.R</i> subventrale Rippen
<i>Aur</i> Aurikel	<i>St.R</i> subtentakulare Rippen
<i>Mg</i> Magengefäß	<i>Cr</i> Crista
<i>M</i> Magen	<i>W</i> die roten kontraktile Fadenanhänge
<i>Tg</i> Tentakelgefäß	
<i>Mw</i> Magenwülste	
<i>Sv.Dr</i> rote subventrale Drüsen	

Fig. 1. Eurhamphaea vexilligera GEGENBAUR. Blick auf die Trichterebene. Auf die doppelte Länge vergrößert. Der Mundpol ist nach oben gerichtet, der Sinnespol nach unten.

Fig. 2. Eurhamphaea vexilligera. Blick auf die Magenebene.

# Untersuchungen an den Brustflossen einiger Teleostier.

Von

cand. med. **Waldemar Pechlau.**

Hierzu Tafel XXV—XXVII.

## Einleitung.

Vorliegende Arbeit hat den Zweck, eine Beschreibung der Verbindungen der Brustflossen mit dem Schultergürtel bei einigen Teleostiern zu liefern. Die meiste Aufmerksamkeit wurde hierbei auf die Verbindung zwischen dem Schultergürtel und dem äußersten Strahl der Brustflosse gerichtet. Diese Verbindung, da sie zwischen den von GEGENBAUR in allen seinen Untersuchungen als Scapulare bezeichneten Knochen des Schultergürtels und dem Randstrahl stattfindet, wollen wir als Scapulare-Randstrahlverbindung bezeichnen.

Diese Verbindung hat auch GEGENBAUR in seiner Arbeit „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“ (1865, II) hervorgehoben, indem er hier p. 154 folgendes sagt: „Wenn wir auch die in der Regel vorhandenen vier Stücke (Carpus der Autoren) wegen ihres im wesentlichen gleichartigen Verhaltens auch als genetisch gleichartige ansehen (der Autor meint hier die Basalstücke der Teleostier im Vergleich mit den der Ganoiden), so tritt doch in dem basalen Abschnitt der Flosse etwas Ungleichartiges ein, indem ein offenbar dem sekundären Flossenskelett angehöriger Strahl sich mit dem Schultergürtel verbindet. Dieser Strahl ist gewöhnlich der stärkste der Brustflosse, er besitzt ein eigenes, meist sattelförmig konstruiertes Gelenk, an dem als Scapulare bezeichneten Knochenstücke des Schultergürtels, — es ist dies die einzige wahre Gelenkverbindung eines sekundären Strahles, denn alle übrigen sind nur durch Bandmasse mit den vier Basalstücken oder den diesen angefügten Knorpeln in Verbindung.“



Nach dieser Mitteilung GEGENBAURS zu schließen, handelt es sich hier um sehr eigenartige lokale Bildungen, welche zugleich als sekundäre zu beurteilen sind. Ich habe mir die Aufgabe gestellt, diese Bildungen genauer zu untersuchen und nach Möglichkeit die Gründe, welche die Entstehung dieser eigenartigen Verhältnisse veranlaßt haben, nachzuweisen.

Material. Es empfahl sich, mit Physostomen zu beginnen. Folgende Arten standen mir für die Untersuchung zu Gebote: *Barbus fluviatilis* als Vertreter der Cyprinoiden, *Esox lucius* als Vertreter der Esociden, *Salmo salar* als Vertreter der Salmoniden, *Alosa vulgaris* als Vertreter der Clupeiden und einige Siluroiden. Außerdem habe ich noch im Anschluß an die oben erwähnten Arten *Hypoglossus vulgaris* als Vertreter der Anacanthini pleuronectoidei untersucht, um auch bei diesen abseits stehenden Repräsentanten die an den Physostomen gewonnenen Ergebnisse gewissermaßen zu kontrollieren. Ebenfalls habe ich aus später zur Erörterung kommenden Gründen *Trigla hirundo* der Untersuchung unterzogen.

Die oben erwähnten Repräsentanten verschiedener Ordnungen der Teleostier wurden von mir genau auf Muskulatur, Skelett und Gelenkverbindungen untersucht. Von einer eingehenden Untersuchung der Nerven wurde abgesehen, da es sich in dieser Arbeit weniger um die Bestimmung von Homologien, als um Aufklärung funktioneller Verhältnisse handelt. Daran anschließend folgten noch Untersuchungen an mehreren anderen Fischen, jedoch nur in Bezug auf die Gelenkverbindungen.

Der allergrößte Teil der Untersuchungen geschah durch makroskopische Präparation. Doch wurden auch Serienschritte angefertigt, wo es galt, genau die histologischen Verhältnisse zu untersuchen. Solche Serien habe ich von *Barbus fluviatilis* und *Mugil* gemacht. Hierzu wurden, da es nicht auf entwicklungsgeschichtliche Vorgänge bei jungen Embryonen ankam, kleine Fische von etwa  $1\frac{1}{2}$ —2 cm Körperlänge benützt.

Für die mikroskopischen Untersuchungen erwies mir das BRAUS-DRÜNERSche Binokular-Mikroskop gute Dienste.

Schon hier in der Einleitung sei darauf hingewiesen, daß die vorliegende Arbeit meine erste wissenschaftliche Arbeit ist, und daß andererseits die Untersuchungen neben einem viel Zeit raubenden medizinischen Studium durchgeführt worden sind. Daher möchte ich um nachsichtige Beurteilung des Vorliegenden bitten.

### Skelett.

Das Skelett des Schultergürtels ist schon von mehreren Autoren genau beschrieben und auch in der oben erwähnten Arbeit von GEGENBAUR (1865, II) ist diesem Skeletteil ein großes Kapitel gewidmet, das zugleich für seine Kenntnis die Grundlage bildet. An Stelle einer weiteren Beschreibung sei darauf verwiesen.

Taf. XXV, Fig. 1 u. 2 zeigt uns den Schultergürtel des Lachses; ich begnüge mich mit einer ganz kurzen Beschreibung dieser Abbildung. Der Schultergürtel besteht aus einem primären und sekundären Anteil. Ersterer setzt sich zusammen aus dem Scapulare (*Sc*), dem Coracoid (*Cor*) und dem mit  $\alpha$  bezeichneten Spangenstück. Letzterer wird durch die umfangreiche Clavicula (*Clav*) repräsentiert.

Das Flossenskelett wird gleichfalls vom primären und sekundären Teile gebildet. Das primäre Flossenskelett besteht in bekannter Weise aus den Basalia und den dahinter liegenden Knorpeln. Das sekundäre verdient eine genauere Beschreibung.

Wir wollen daher uns mit dem Bau der Strahlen näher beschäftigen, indem wir zunächst einen in der Mitte der Flosse gelegenen Strahl beschreiben und dann zu den Randstrahlen verschiedener Knochenfische übergehen.

Mittelstrahlen der Flosse. Jeder Strahl beginnt mit dickerer Basis und läuft distal ziemlich spitz aus. Er ist nicht einheitlich, sondern setzt sich aus einer ventralen und dorsalen Lage zusammen, die basal auseinander liegen, im weiteren Verlauf des Strahles dagegen sich berühren, sie können also leicht getrennt werden.

O. HERTWIG hat dies schon beschrieben in seiner Arbeit „Ueber das Hautskelett der Fische“ (Morphologisches Jahrbuch, Bd. II, 1876, p. 328). Er hat in dieser Abhandlung auf die gesonderte Verknöcherung des ventralen und dorsalen Integuments der aus dem Rumpfe hervorsprossenden embryonalen Flosse hingewiesen. Zwischen dem basalen Abschnitt der beiden Hälften dieser Falte schieben sich Teile des primären Flossenskelettes ein; diese beiden Hälften der Strahlen berühren sich daher am basalen Ende nicht, sondern weichen auseinander, um zwischen sich die Teile des primären Flossenskelettes aufzunehmen. Wir können hier also von zwei Fortsätzen des Strahles sprechen. Diese basale Endigung des Strahles hat in Anpassung an die Muskulatur, die diese Fortsätze als Ansatz benutzt, eine ganz charakteristische Form an-

genommen. So sehen wir einen solchen Strahl von einem Maifisch auf Taf. XXV, Fig. 3 abgebildet. Hier ist der ventrale Fortsatz ziemlich stark aboralwärts gebogen, dagegen ragt der dorsale frei von jeder Krümmung, etwas nach oben gerichtet, hervor. Außerdem können wir hier auch sehr gut die abgerundete Oeffnung zwischen beiden Fortsätzen sehen (o), die zur Aufnahme eines Knorpelchens vom primären Flossenskelett dient. Dasselbe ist durch Band- und Bindegewebsmasse mit dem Strahl verbunden. In der oben erwähnten Krümmung des ventralen Fortsatzes erblicke ich eine Einrichtung, die ihr Entstehen der Muskulatur verdankt; der Muskel, der diesen Fortsatz als Ansatz benutzt, erhält durch diese Krümmung eine größere Ansatzfläche, die fast parallel zu der Ansatzsehne steht; wäre diese Krümmung nicht vorhanden, müßte sich der Muskel mit der äußersten Spitze des Fortsatzes begnügen. Anders wieder beim dorsalen Fortsatz. Hier kommt der Muskel in schräger Richtung zur Flosse und kann somit bequem an dem geraden, etwas in die Höhe ragenden Fortsatz seinen Ansatz nehmen.

Jedoch ist diese Form der Strahlenfortsätze nicht bei allen Arten konstant, vielmehr zeigt sich in dieser Beziehung eine große Verschiedenheit der Form. Allein diese Verschiedenheiten sind von keiner prinzipiellen Bedeutung und sind meistens von der Muskulatur abhängig, die natürlich bei verschiedenen Arten, wenn auch an Zahl und Funktion konstant, so doch in ihrem Verlauf wechselnd ist. Andererseits spielen auch die Teile des primären Flossenskelettes nicht die letzte Rolle bei der Bestimmung der Form, die diese Strahlenfortsätze zeigen. So z. B. beim Karpfen sind die dorsalen Fortsätze mit ihren Spitzen nach unten eingebogen, um so den Teilen der zweiten Reihe des primären Flossenskelettes, die hier von sehr kleinem Umfange sind, einen größeren Halt zu verschaffen. Der Muskel setzt sich dann an dem nicht eingebogenen Teil des Fortsatzes an. Da aber, wie schon gesagt, alle diese Verschiedenheiten von keiner prinzipiellen Bedeutung sind, brauche ich wohl nicht alle hier aufzuzählen. Für uns ist ja bloß von Wichtigkeit zu wissen, wie sich die Strahlen der Flossen im allgemeinen zum primären Flossenskelett und zur Muskulatur verhalten. Daher will ich nur kurz an der Hand der Fig. 3 auf Taf. XXV das hervorheben, was für uns von Wichtigkeit ist.

Wir sehen, daß der Flossenstrahl basalwärts sich wieder in die ihn zusammensetzenden Hälften teilt, die hier die Rolle der Muskelfortsätze spielen. Wir unterscheiden einen dorsalen Fort-



satz (*a*) und einen ventralen (*b*), zwischen beiden sehen wir schließlich eine Abrundung des Skelettes zur Aufnahme von Teilen des primären Flossenskelettes (*c*).

Was die Verbindung der einzelnen Strahlen unter sich anbetrifft, so verhält sich das basale Ende der Strahlen anders als der übrige Teil derselben. Die Strahlen sind vom Ende bis zur Gabelungstelle durch Schwimnhaut verbunden. Dagegen im basalen Abschnitt ist die Verbindung viel inniger; die einzelnen Strahlen gehen hier bedeutend näher aneinander und sind meist durch Bandmasse miteinander verbunden. Dank dieser innigeren Verbindung kommen die abgerundeten Oeffnungen der einzelnen Strahlen nahe aneinander zu liegen, und da der kleine Spalt zwischen den einzelnen noch teils durch Bindegewebe, teils durch Bandmasse ausgefüllt wird, so entsteht aus diesen einzelnen Oeffnungen ein länglicher Kanal, in den nun die Teile des primären Flossenskelettes zu liegen kommen.

Diese Teile sind ebenfalls durch Bänder mit den Strahlen und zwar meistens mit den Muskelfortsätzen derselben verbunden. Die Festigkeit dieser Verbindung, oder sagen wir besser der Grad des Bewegungsvermögens dieser Verbindung zwischen den Teilen des primären Flossenskelettes und den Strahlen ist bei allen Arten der Teleostier sehr beschränkt. Es soll noch später bei der Erörterung der verschiedenen Verbindungen an den Flossen der Teleostier näher auf diese Frage eingegangen werden. Auf jeden Fall können wir schon jetzt aus dem oben Gesagten schließen, daß diese bedeutend innigere Verbindung der Strahlen am basalen Ende daher rührt, daß sie das Bestreben kundgibt, diesem Teil des primären Flossenskelettes einen möglichst festen Boden für seine Lage zu geben. Also eine Anpassung eines sekundären Gebildes an ein primäres.

Auf den feineren inneren Bau der Strahlen gehe ich nicht ein, da ja O. HERTWIG in seiner oben erwähnten Abhandlung über den feineren Aufbau der Strahlen eine ausführliche Beschreibung gegeben hat. Es sei von mir aus bloß noch kurz darauf hingewiesen, daß auch im feineren Bau O. HERTWIG eine Verschiedenheit zwischen dem basalen und dem übrigen Teil der Strahlen bemerkt hat, indem eben von ihm darauf hingewiesen wird, daß die Plättchen, die den Strahl zusammensetzen, nach der Flossenbasis zu immer breiter und dicker werden; ebenfalls werden auch die Zähnen, die die Plättchen bedecken, nach der Basis zu stärker. Dadurch nämlich ist auch die bedeutendere Stärke eines

Strahles an seinem Basalende im Vergleich zur Peripherie erklärlich.

**Randstrahlen.** Bereits am Anfange meiner Abhandlung habe ich durch Zitierung einer Stelle aus der Arbeit von GEGENBAUR auf die Sonderstellung der Randstrahlen hingewiesen. Es handelte sich hier vor allem darum, wie kommt es zustande, daß der Randstrahl, der doch ontogenetisch zum sekundären Flossenskelett gehört, eine Stellung erwirbt, die sonst nur den Basalstücken als den Repräsentanten des primären Flossenskelettes zukommt. Kurz, wie gelangt der Randstrahl zu einer direkten Gelenkverbindung mit dem primären Schultergürtel? — Die Antwort auf diese Frage hat uns GEGENBAUR schon gegeben, indem er nachgewiesen hat, daß der Randstrahl als solcher nicht nur aus Elementen des sekundären Flossenskelettes hervorgegangen ist, sondern auch Teile des primären Flossenskelettes in sich birgt. Es handelt sich hier bekanntlich um das anscheinend verschwundene Propterygium, das in Wirklichkeit nicht verschwunden, sondern so vom Randstrahl umwachsen worden ist, daß es schließlich eins mit ihm wurde.

Also müssen wir bei der Untersuchung der Randstrahlen uns immer gewiß sein, daß wir es hier mit zweierlei Elementen zu tun haben. Daher werde ich bei der Beschreibung der verschiedenen Randstrahlen immer von dem Gesichtspunkte ausgehen, daß wir hier wenigstens zum Teil ein Gebilde vorfinden müssen, welches auf sein früheres hinweist; ich will also die Beschreibung des Randstrahles immer Hand in Hand mit einer genauen Vergleichung desselben mit den übrigen Strahlen durchzuführen versuchen.

Betrachten wir eine beliebige Teleostierflosse, so bemerken wir schon gleich auf den ersten Blick die außerordentliche Stärke des Randstrahles, er ist der längste von allen und zeigt auch schon bei der oberflächlichsten Untersuchung eine Sonderstellung den anderen Strahlen gegenüber.

Wenn wir nämlich die Flossenbewegungen eines lebenden Fisches beobachten, so können wir diese Sonderstellung leicht konstatieren, indem wir sehen, daß ein Fisch öfters den Randstrahl in eine bestimmte Stellung bringt, in der er sodann längere Zeit verharren kann, wobei der übrige Teil der Flosse fächelnde Bewegungen ausführt. Dagegen ist es dem Fisch unmöglich, seinen zweiten oder dritten Strahl in eine feste Stellung zu bringen, um mit den übrigen Strahlen die Bewegungen auszuführen. Schon diese Tatsache muß in uns die Ueberzeugung erwecken, daß der

Randstrahl sich im Laufe der Zeit besondere Einrichtungen und ein größeres Bewegungsvermögen erworben hat.

Meine Untersuchungen haben mir weiter noch gezeigt, daß diese neuerworbenen Eigenschaften nicht bei allen Arten der Teleostier auf der gleichen Höhe ihrer Entwicklung stehen, vielmehr kann man diese allmählichen Entwicklungsstadien durch verschiedene Teleostier-Arten hindurch verfolgen. So z. B. ist der Randstrahl der Cyprinoiden und Clupeiden primitiver gebaut als der der Salmoniden und noch weiter wieder sehen wir eine starke Komplikation der Verhältnisse bei Siluroiden. Daher will ich auch in meiner Beschreibung diesen allmählichen Uebergang von einfacheren Verhältnissen zu komplizierteren einhalten und zunächst mit der Beschreibung des Randstrahles bei Cyprinoiden anfangen, und zwar nehme ich als Untersuchungsobjekt den Randstrahl von *Barbus fluviatilis*.

Der Randstrahl von *Barbus fluviatilis* wird ebenso wie auch die übrigen Strahlen nach seinem basalen Ende zu stärker. Wir können an dem Randstrahl drei Seitenflächen unterscheiden: eine obere, eine seitliche, den übrigen Strahlen zugekehrte, und eine seitlich-untere; da hier die äußere der Clavicula zugekehrte seitliche Fläche ohne jegliche Grenze abgerundet in die untere Fläche übergeht, erscheint eben der Randstrahl dreiseitig und man kann von einer seitlich-unteren Fläche sprechen.

Die obere Fläche des Randstrahles zeigt eine stark ausgeprägte rauhe Erhebung. Auf der Fig. 4 (A), Taf. XXV sehen wir sie nicht so deutlich, da sie hier von der Muskelsehne (*a*) bedeckt ist. Diese Erhebung verdankt ihre Entstehung jedenfalls dem Muskel, dessen Sehne wir auf Fig. 4, Taf. XXV (*a*) sehen und die hier diese Erhebung als ihren Ansatz benützt. Diese Erhebung ist also eine Art Muskelhöcker; und da, wie wir später sehen werden, an der unteren Fläche des Randstrahls auch eine ähnliche Einrichtung vorhanden ist, wollen wir diese Erhebung als „*Tuberculum superius*“ bezeichnen. Wenn wir nun den Randstrahl an seiner oberen Fläche aboralwärts von dem *Tuberculum superius* betrachten, so zeigt hier der Randstrahl einen seitlichen hakenförmigen Fortsatz, dank dem hier an seiner basalen Fläche der Randstrahl auch so breit erscheint.

Wenn wir nun etwas zurückgreifen, um den oben beschriebenen ventralen Muskelfortsätzen der übrigen Strahlen zu gedenken, die, wie schon beschrieben, in gekrümmter Richtung etwas nach unten eingebogen hervortreten, so müssen wir konstatieren, daß der haken-



förmige Fortsatz des Randstrahls ein mit ihnen homologes Gebilde ist. Dieser Fortsatz des Randstrahls gehört ebenso wie die der übrigen Strahlen dem sekundären Flossenskelett an und kann ebenfalls als ein Muskelfortsatz bezeichnet werden, denn wie wir später sehen werden, wird er als Ansatzpunkt von einem Muskel in Anspruch genommen, der auch an den übrigen ventralen Muskelfortsätzen Ansatz nimmt. Nun was die Form dieses Fortsatzes anbetrifft, so könnte man beinahe behaupten, daß dieselbe, wie sie Fig. 4 (A), Taf. XXV uns zeigt (*b*), konstant ist. Diese hakenförmige Krümmung dieses Fortsatzes kann man sich leicht aus dem Umstande erklären, daß der Randstrahl gegenüber den übrigen Strahlen eine Lageveränderung erfahren hat und infolgedessen erfuhr im Laufe der Zeit auch der Muskelfortsatz des Randstrahles diese Krümmung, um durch diese wieder in eine gleiche Lage mit den übrigen ventralen Fortsätzen zu kommen. Denn wir sehen, daß dieser hakenförmige Fortsatz sich den andern Fortsätzen gegenüber vollständig gleich in der Lagebeziehung verhält, er erreicht eben durch seine Krümmung eine Parallelstellung den andern gegenüber.

An der seitlichen Fläche des Randstrahles, mit der er den übrigen Strahlen anliegt, stoßen wir auf äußerst interessante Einrichtungen, die jedoch wiederum alle an das basale Ende des Randstrahles zu liegen kommen. Schon auf den ersten Blick fällt es uns auf, daß an diese Seitenfläche ein knorpeliger Knopf zu liegen kommt, der, wenn wir den Randstrahl von seiner oberen Fläche betrachten, nicht zu sehen ist, da er dann von dem oben beschriebenen Muskelfortsatz des Randstrahles verdeckt wird.

Durch diesen knorpeligen Knopf wird eine bewegliche Verbindung des Randstrahles mit dem übrigen Teil der Flosse hergestellt. Die Tatsache, daß dieser Knopf von knorpeliger Beschaffenheit ist, zeigt uns, daß er dem primären Flossenskelett angehört. Weiterhin zeigt der Randstrahl an dieser Fläche noch eine Rinne, die an dem erwähnten Gelenkknopf vorbeizieht. Auf Taf. XXV, Fig. 4 (B) ist diese Rinne leicht zu erkennen (*o*). Diese Rinne zeigt uns die Grenze zwischen dem Teil des Randstrahls, der dem primären Flossenskelett angehört und dem, der dem sekundären Flossenskelett angehört. An dieser Stelle ist eben die vollständige Verwachsung beider Teile ausgeblieben.

Die untere Fläche des Randstrahles zeigt ebenfalls wie die obere einen Muskelhöcker, den wir hier als „*Tuberculum inferius*“ bezeichnen wollen.

Weiter zeigt diese Fläche auf den ersten Blick keine Besonderheiten. Jedoch drängt sich jetzt an uns unwillkürlich die Frage, ob wir nicht auch an dieser Fläche einen Muskelfortsatz des Randstrahles, ähnlich wie wir an der oberen Fläche einen gesehen haben, wahrnehmen können. Nun, was diese Frage anbetrifft, so müssen wir sie negativ beantworten, denn ein Fortsatz besteht hier nicht. Allein eine Andeutung für sein früheres Bestehen können wir auch hier wahrnehmen. Betrachten wir uns nämlich die auf Taf. XXV, Fig. 4 (A) dargestellte Gelenkpfanne von der unteren Seitenfläche her, nachdem die Gelenkkapsel sorgfältig wegpräpariert ist, so können wir mit Leichtigkeit konstatieren, daß hier die Gelenkpfanne von der Seite her von einer Knochenlamelle, die fast bis zur oralen Kante der Gelenkpfanne reicht, überdeckt ist, und diese Knochenlamelle gehört dem sekundären Flossenskelett an; sie repräsentiert eben den zurückgebildeten Muskelfortsatz des Randstrahls.

Wir sehen also, daß der Randstrahl eines Teleostiers noch deutlich seine Verwandtschaft mit den übrigen Strahlen zeigt. Er hat eben, so wie auch alle übrigen Strahlen, Teile des primären Flossenskeletts zwischen seine Fortsätze aufgenommen, jedoch durch verschiedene Lebensverhältnisse der Teleostier, die wir später noch genauer besprechen werden, hat sich der Randstrahl zu einem Organ ausgebildet, das bedeutend größere Funktionen aufzuführen hat als die übrigen Strahlen. Daher wurden die Teile des primären Flossenskeletts zur Erreichung einer direkten Verbindung mit dem Schultergürtel benützt.

Die vordere Fläche des Randstrahles wird durch die auf Taf. XXV, Fig. 4 (A) dargestellte Gelenkpfanne vollständig eingenommen. Diese Gelenkfläche ist an ihrer Oberfläche knorpelig, was dadurch erklärlich ist, daß auch dieser Teil dem primären Flossenskelette angehört. Wir erkennen auch leicht an dieser Gelenkfläche eine Konkavität in der Mitte und Konvexitäten an den beiden Seiten der Gelenkpfanne. Ich habe absichtlich die Beschreibung der Gelenkfläche ganz kurz abgefaßt, da wir später noch genauer alle Verhältnisse hierbei berücksichtigen werden müssen.

Somit hätten wir ein vollständiges Bild vom basalen Ende des Randstrahles entworfen; der übrige Teil des Randstrahles bietet für uns nichts besonders Interessantes. Hier verhält sich der Randstrahl ganz genau so wie die übrigen Strahlen. Mit dem zweiten von denselben wird er, ebenso wie die übrigen, durch

Schwimmhaut verbunden; bloß durch eine größere Stärke, die auch an dem peripheren Teil zutage tritt, tritt er vor den andern hervor. Die Umbildungen kommen somit nur im basalen Ende des Randstrahls zum Vorschein.

Was endlich den feinem Bau des Randstrahles anbetrifft, so finden wir in der Arbeit von O. HERTWIG „Ueber das Hautskelett der Fische“ sehr interessante Mitteilungen. So sind hier die Knochenplättchen breiter und die Knochensubstanz ist von mehreren Haversschen Räumen durchsetzt, wodurch sie eine spongiöse Beschaffenheit erhält. Die Knochensubstanz umschließt einen an Fett und Blutgefäßen reichen Kanal. Wir hätten also eine Art von Röhrenknochen vor uns und wenn wir noch bedenken, daß gerade die spongiöse Bauart des Knochens ihm eine größere Festigkeit verschafft, so müssen wir auch hier wiederum das Bestreben erklicken, dem Randstrahl nicht nur freiere Bewegung zuteil werden zu lassen, sondern ihn auch möglichst fest gegen verschiedene Widerstände zu gestalten.

Wenn wir nun jetzt zum Randstrahl des Lachses übergehen, so wollen wir an dem Randstrahl des Lachses beobachten, inwiefern derselbe von dem eben beschriebenen abweicht. Mit andern Worten, wir wollen jetzt konstatieren, inwieweit der Randstrahl des Lachses über dem eben beschriebenen steht.

Am Randstrahl des Lachses (*Salmo salar*) sind sämtliche Einrichtungen und Gebilde des Randstrahles von *Barbus fluviatilis* wiederzufinden.

Dagegen ragt beim Randstrahl des Lachses, wenn wir die Gelenkpfannen beider Randstrahlen miteinander vergleichen, die untere Fläche der Gelenkpfanne bedeutend mehr in die Höhe und ist dabei ziemlich stark nach innen, also nach der Mitte zu, gebogen. Die Bedeutung und die physiologische Aufgabe dieser Vorrichtung wollen wir erst beim Kapitel über die Gelenkverbindungen näher besprechen. Außer dieser Einrichtung verhält sich der Randstrahl des Lachses vollständig ebenso wie der von *Barbus fluviatilis*, was auch leicht aus dem Vergleich der auf Taf. XXV abgebildeten Fig. 4 (A) und Fig. 5 zu ersehen ist.

Der Randstrahl eines Siluroiden zeigt auch dies stärkere Hervortreten der unteren Gelenkpfannenfläche, jedoch ist hier diese Fläche so stark in die Höhe gezogen und nach der Mitte eingebogen, daß man hier schon von einem vollkommenen Hemmvorsatz sprechen kann (Taf. XXV, Fig. 6 a). Außerdem besteht hier noch eine sekundäre Vorrichtung, die dem sekundären



Teil des Randstrahles angehört, durch die eine Verbindung des Randstrahles, der hier einen stachelartigen Charakter annimmt, mit der Clavicula zustande kommt. Dies Gebilde ist auf Taf. XXV, Fig. 6 mit *b* bezeichnet. Diese letzte Vorrichtung dient ebenso zur Hemmung des Niederlegens des Randstrahls durch äußere Gewalten. Näheres über diese Vorrichtungen und ihre physiologischen Aufgaben finden wir im Kapitel über die Gelenkverbindungen an den Brustflossen der Knochenfische.

Nachdem wir nun das Skelettgerüste der Schultergegend der Knochenfische soweit kennen gelernt haben, gehen wir jetzt zur näheren Betrachtung des zweiten Komponenten der Schultergegend, und zwar zu den Muskeln, über.

### Muskulatur.

Die Flossenmuskulatur gibt die Erklärung für viele Verhältnisse des Flossenskeletts. In erster Linie gilt dies für die Gelenkverbindungen. In der Literatur, auch in den größeren Werken von CUVIER, OWEN, MECKEL fehlen diesbezügliche genauere Mitteilungen über diese Muskulatur. Die Angaben, die wir in ihren Arbeiten finden, gehen dahin, daß diese Muskulatur in zwei Gruppen eingeteilt werden kann: Senker an der unteren und Heber an der oberen Fläche. In einigen Werken wird noch erwähnt, daß man unten zwei und oben drei Lagen unterscheiden kann. Dieser Mangel macht eine eingehendere Beschreibung der Brustflossenmuskulatur bei den von mir untersuchten Teleostiern nötig. Auch von FIEBIGER (Anatom. Anzeiger 1905, Bd. 27) wurde eine ähnliche Beschreibung der Bauchflossenmuskulatur gegeben, wobei derselbe sich ebenfalls über die geringen Mitteilungen über die betreffende Muskulatur beklagt. Es galt nun für mich, für diese von mir genau untersuchten Muskeln auch die entsprechende Bezeichnung zu geben; denn, wie schon oben erwähnt, war es mir unmöglich, genauere Angaben in der Literatur zu finden. Es ist aber auch anderseits ziemlich schwierig, für diese Muskeln, von denen jeder einzelne verschiedene Funktionen ausführt, eine passende Nomenklatur zu wählen.

FIEBIGER hat für die Bauchflossenmuskeln die Bezeichnung als Flexoren und Extensoren gewählt und ich dachte auch anfangs, diese Nomenklatur an den Brustflossenmuskeln anzuwenden; jedoch mußte ich mir zuletzt sagen, daß die Funktionen, die durch

die von mir untersuchten Muskeln ausgeführt werden, keineswegs mit der Bezeichnung einerseits als Flexoren, anderseits als Extensoren in Einklang zu bringen waren. Da es aber auch rein unmöglich ist, schon durch eine Bezeichnung Andeutung auf die mannigfaltige Funktion der einzelnen Muskeln zu geben, habe ich mich damit begnügen müssen, daß ich die Muskeln, die an der unteren ventralen Fläche liegen, als die Abductoren bezeichne, da sie vor allem durch ihre Tätigkeit die Flosse von der Mittellinie entfernen, dagegen will ich die an der oberen dorsalen Fläche gelegenen Muskeln als Antagonisten zu den ersteren als Adductoren bezeichnen. Natürlich liegt es mir fern, hierdurch eine neue Nomenklatur ins Leben rufen zu wollen, vielmehr geschah das aus dem Grunde, dem Leser eine leichtere Orientierung zu verschaffen. Schon bei Beobachtung der Bewegungen, die ein lebender Fisch mit seiner Brustflosse ausführt, können wir mit Leichtigkeit konstatieren, daß hier zwei verschiedene Muskelgruppen vorhanden sein müssen, die gegenseitig antagonistisch wirken. Und zwar können wir hier eben, wie schon oben erwähnt, die obere dorsale Muskelgruppe und die untere ventrale unterscheiden.

Da mir meine Untersuchungen gezeigt haben, daß die Muskeln bei allen von mir untersuchten Teleostier-Arten konstant sind, so werde ich mich mit der Beschreibung der Muskulatur an einer Art begnügen können. Wie für die Beschreibung, so auch für die Abbildungen der einzelnen Muskeln habe ich die Brustflossensmuskeln des Lachses anderen Fischen vorgezogen, da ich an denselben infolge seiner Größe am sichersten und bequemsten die einzelnen Muskeln auspräparieren und untersuchen konnte. Jedoch werde ich bei der Beschreibung der Muskeln am Lachs auch auf die kleinen individuellen Verschiedenheiten bei anderen Arten immer hinweisen.

**Ventrale Muskulatur.** Das größte Gewicht soll bei dieser Muskelbeschreibung auf die funktionelle Frage gelegt werden. Entfernen wir an der ventralen Fläche das Integument, so stoßen wir gleich auf den ersten oberflächlichsten Muskel der ventralen Brustflossensmuskulatur. Dieser Muskel, den wir als Abductor superior pinnae thoracicae bezeichnen wollen, zeigt zwei Portionen. Die einen Fasern ziehen in schräger Richtung von der Clavicula her, die anderen dagegen in mehr gerader Richtung vom Coracoid. Wenn wir nun die genaue Ursprungslinie am Knochen verfolgen, vom oberen oralen Muskelrande ausgehend, so wie sie auf Fig. 1 auf Taf. XXV durch punktierte Linie gekennzeichnet ist, so sehen

wir dem oben Gesagten entsprechend die Ursprungslinie am Clavicularbogen entlang ziehen. Die ersten Fasern des Muskels reichen hier fast bis zu der Stelle, wo die Verbindung des Scapulare und des Coracoids mit der Clavicula ein Dreieck bildet. Weiter von hier entspringen die Muskelfasern längs des Clavicularbogens bis zu der medianen Verbindungsstelle der beiden Schultergürtel, von wo aus auch noch einige Fasern entspringen, durch die dann die Grenze zwischen dem oralen und dem aboralen Teil des Muskels gezogen wird. Die aborale Ursprungslinie läuft an dem äußeren Rande des Coracoids entlang, wobei auch der aborale Vorsprung des Coracoids benutzt wird, um dann endlich in der Nähe von der Scapulare-Coracoid-Nahtverbindung zu endigen. Bei näherer Betrachtung kann man leicht am Coracoid an seinem oralen Ende verschiedene Rauigkeiten bemerken, die meist aus einzelnen Leisten bestehen. Nun was diese Rauigkeiten anbetrifft, so ist es leicht, beim Abtrennen des beschriebenen Muskels nachzuweisen, daß auch sie als Ursprungsstellen für die tieferen Fasern dienen. Dieser Muskel setzt sich nun folgendermaßen an der Flosse an: er geht vor dem basalen Ende der Flosse in eine größere Sehne über, die ihrerseits sich in mehrere, der Zahl der Knochenstrahlen der Flosse entsprechende Sehnenzipfel teilt und nun mit diesen Sehnenzipfeln inseriert der Muskel an den, wie schon beschrieben, aboralwärts gebogenen ventralen Muskelfortsätzen der einzelnen Strahlen, wobei auch der Randstrahl durch seinen lateralen Fortsatz beteiligt ist. Wie der Ursprung, so verhält sich auch der Ansatz des *Musculus abductor superior pinnae thoracicae* bei allen von mir untersuchten Arten konstant. Wenn man eine individuelle Verschiedenheit feststellen will, so beschränkt sich dieselbe bloß auf die Stärke der Ausbildung der einzelnen Sehnenzipfel. Bei *Barbus fluviatilis* und bei *Esox lucius* z. B. sind die einzelnen Sehnenzipfel besonders stark voneinander getrennt, dagegen beim Lachs gehen sie vielmehr ineinander über, um so mehr eine Vorstellung von einer einheitlichen Sehne zu erwecken.

Denken wir uns nun den Muskel sich kontrahierend, so ist die Folge davon, daß die Flosse von dem Körper zur Seite gezogen wird und zu gleicher Zeit nach vorn; also ist der Muskel ein Vorwärtszieher. Dieser Muskel steht, wie wir an seinem Ansatz sehen, nur mit dem sekundären Skeletteil der Brustflosse in Verbindung. Durch die Funktion dieses Muskels, durch die die Flosse seitlich ausgebreitet wird, wird natürlich eine größere Körperoberfläche erreicht, was für den Fisch bei vielen Schwimm-



bewegungen von großer Bedeutung ist, da der Fisch beim Schwimmen die Brustflosse vor allen Dingen als einen Steuerapparat benützt. Man kann es sich ja auch sehr leicht vorstellen — nehmen wir an, daß der Fisch während des Schwimmens aus irgend einem Grunde links oder rechts ausweichen muß, so braucht er nur die entsprechende Flosse in die Lage zu bringen, in der die Flosse etwa senkrecht zur Körperlänge gestellt wird und durch den Strom wird dann der Fisch in die gewünschte Richtung gebracht. Wir sehen also, daß die Tätigkeit des *Musculus abductor superior pinnae thoracicae* eine äußerst zweckmäßige ist.

Auf Taf. XXVI, Fig. 7 ist dieser Muskel in seiner vollen Ausdehnung abgebildet.

Entfernen wir nun diesen Muskel an seinem Ursprung wie auch an seinem Ansatz, so kommen wir auf zwei tiefere, nebeneinander liegende Muskeln, von denen der untere vollständig, der obere zum größten Teil vom oben beschriebenen bedeckt sind. Diese beiden Muskeln sehen wir auf Taf. XXVI, Fig. 8 nebeneinander liegen.

Den unteren aboralen wollen wir als *Musculus abductor inferior pinnae thoracicae* bezeichnen. Der Ursprung dieses Muskels ist bloß auf die Knochen des primären Schultergürtels beschränkt, und zwar verläuft zum größten Teil die Ursprungslinie auf dem Coracoid. Dieser Muskel liegt nicht so nahe der Medianlinie wie der vorige, vielmehr fängt derselbe erst in der Mitte des Coracoids an. Die ersten Fasern des Muskels entspringen von der Stelle des Coracoids, wo die Oeffnung, die zwischen der Clavicula und dem Coracoid besteht, ihren oberen dorsalen Winkel bildet — diese Stelle ist auf der Fig. 1, Taf. XXV mit *w* bezeichnet. Gehen wir nun der oralen Ursprungslinie weiter nach, so sehen wir, daß sie von der bezeichneten Stelle aus bis zur Verbindungsstelle des Coracoids mit dem Scapulare dem äußeren Rande des Coracoids fast parallel an einer Rauigkeit desselben verläuft; an der Verbindungsstelle des Coracoids mit dem Scapulare angelangt, überspringt der Ursprung des Muskels dieselbe, um noch mit einigen Fasern von dem Scapulare selbst zu entspringen. Verfolgen wir nun vom Punkt *w* die aborale Ursprungslinie des Muskels, so führt uns dieselbe in einer queren Richtung von hier aus zum äußeren Rande des Coracoids, wo sie ungefähr an der Abgangsstelle des äußeren Fortsatzes des Coracoids endet. In der Richtung der aboralen Ursprungslinie des Muskels zeigt das Coracoid eine durch Wölbung entstandene Vertiefung, wodurch natürlich eine Art von

einer Crista gebildet wird, die vom Muskel sodann als Ursprung benutzt wird. Diese ganze Ursprungslinie des Muskels ist auf Fig. 1, Taf. XXV durch eine durchgezogene Linie markiert. Vor dem basalen Ende der Flosse geht der Muskel in eine ziemlich breite, starke Sehne über, die unter die Sehne des oben beschriebenen *Musculus abductor superior pinnae thoracicae* zu liegen kommt. Mit dieser Sehne setzt sich nun der Muskel an den Basalstücken an, also an Teilen des primären Flossenskelettes. Nur bei einigen Arten kommt es ab und zu vor, daß der Muskel teilweise auch an den einzelnen Strahlen Ansatz nimmt. Jedoch ist das jedenfalls eine sekundäre Erscheinung, und wie wir später aus der Funktion des Muskels erschen werden, ist als wesentlich und als die Hauptrolle spielendes bloß der Ansatz an den Basalstücken anzusehen. Die Sehne setzt sich an den der Flosse zugekehrten Enden der Basalstücke an. Eine Ausnahme von dieser Regel bilden bloß, wie es scheint, einige Siluroiden, wo der Muskel die Teile des primären Flossenskelettes als Ansatz benutzt, die hinter den Basalstücken zu liegen kommen. Dies Verhalten bei einigen Siluroidenarten ist leicht aus dem Umstande erklärlich, daß — wie wir später sehen werden und wie auch schon GEGENBAUR in seiner Arbeit (1865) uns gezeigt hat — bei einigen Siluroiden die Verbindung zwischen den Basalstücken und dem Schultergürtel so straff ist, daß jegliche Bewegung ausgeschlossen ist. Die Bewegungen, die sonst eben durch diese Verbindung ausgeführt werden, sind bei solchen Arten auf die Verbindung zwischen den Basalstücken und den dahinter liegenden Teilen des primären Flossenskelettes verlagert, wodurch dann auch der *Musculus abductor inferior pinnae thoracicae* gezwungen wird, seinen Ansatzpunkt zu ändern, da ja sonst sein Vorhandensein überhaupt zwecklos wäre. Wir sehen also hier wieder ein gutes Beispiel der Anpassung eines Teiles an die Funktion des anderen. Wir wollen aber auf jeden Fall festhalten, daß an dem Ansatz dieses Muskels bei allen Arten der Randstrahl unbeteiligt verbleibt. Denken wir uns nun den *Musculus abductor pinnae thoracicae* in Tätigkeit versetzt, so sehen wir, daß er mit dem früher beschriebenen Muskel synergistisch wirkt. Jedoch durch seinen Ansatz an den tieferen Teil der Flosse kann er die ganze Flosse nicht nur zur Seite ziehen, sondern auch dieselbe niederziehen. Dadurch gelangt die Flosse noch leichter in die für den Fisch öfters vorteilhafte Lage, in der sie senkrecht zur Körperlänge des Fisches zu stehen kommt. Dieser Muskel wäre also ein Niederzieher.

Schon oben haben wir erwähnt, daß ein Fisch öfters fächernde Bewegungen mit seiner Flosse ausführt. Diese fächernde Bewegung wird nun von dem sekundären Teil der Brustflosse ausgeführt und zwar wird dieses möglich, da der sekundäre Teil der Brustflosse auf dem primären Teil derselben verschiebbar ist. Der sekundäre Teil oder die Strahlen gleiten sozusagen auf den Teilen des primären Flossenskeletts. Diese fächernden Bewegungen werden von der ventralen Seite aus durch den *Musculus abductor superior pinnæ thoracicæ* ausgeführt. Wenn wir nun die Funktion der beiden eben beschriebenen Muskeln kombiniert denken, so ist es eben möglich, daß auch in der senkrecht zur Körperlänge gerichteten Lage der Flosse noch diese fächernden Bewegungen ausgeführt werden. — Der dritte Muskel der ventralen Seite entspringt von der *Clavicula* und dem *Coracoid*. Diesen Muskel wollen wir als *Musculus abductor proprius* des Randstrahles bezeichnen. Verfolgen wir seine Ursprungslinie am Knochen, so sehen wir in der *Clavicularwölbung* eine längsverlaufende Leiste liegen. Diese Längsleiste ist bis zur Verbindungsstelle des *Coracoids* und des *Scapulare* mit der *Clavicula* verfolgbar. Diese Leiste wird nun in ihrem ganzen Verlauf als Ursprung für den oralen Teil des *Musculus proprius* des Randstrahles benutzt. Somit wäre die Ursprungslinie jenes Muskels von der oben erwähnten Verbindung bis zur medialen Verbindung beider Schultergürtel verfolgbar. Verfolgen wir nun von dieser medianen Verbindung der beiden Schultergürtel die aborale Ursprungslinie des Muskels, so läuft dieselbe an dem oberen *Coracoidealrande*, mit dem das *Coracoid* die oben erwähnte Öffnung *r* (Taf. XXV, Fig. 1) begrenzt, um dann von dem schon oben erwähnten Punkt *w* an an einer Rauigkeit des *Coracoids* zu verlaufen, bis zu der Stelle, wo die Verbindung zwischen dem *Coracoid* und dem *Scapulare* mit der *Clavicula* stattfindet. Diese Ursprungslinie ist auf Taf. XXV, Fig. 1 durch strichpunktierte Linie gekennzeichnet. Den Muskel selbst in seinem vollen Verlauf zeigt uns wie Fig. 8, so auch Fig. 9 auf Taf. XXVI. Der Ansatz des Muskels beschränkt sich bei sämtlichen von mir untersuchten Arten auf den Randstrahl und zwar kommt derselbe auf das schon oben erwähnte *Tuberculum superius* des Randstrahles zu liegen. Von diesem Ansatz geht der Muskel in eine starke drehrunde Sehne über, die über der Gelenkverbindung des Randstrahles mit dem Schultergürtel zu liegen kommt. Dieser Muskel ist für uns von besonders großem Interesse, denn er zeigt uns, daß auch in der Beziehung der Muskulatur der Randstrahl



den übrigen Strahlen gegenüber der bevorzugte ist, — er besitzt eben, wie wir sehen, einen eigenen selbständigen Vorwärtszieher. Es liegt natürlich klar auf der Hand, daß schon auch durch diese Bevorzugung der Randstrahl eine viel größere Bewegungsfähigkeit besitzt, deutet andererseits aber auch darauf hin, daß auch in Bezug auf Gelenkverbindung der Randstrahl eine größere Selbständigkeit besitzen muß.

Durch die Tätigkeit dieses Muskels wird der Randstrahl nicht nur zur Seite, sondern auch nach unten gezogen und da dabei auch die Schwimmhaut, die den Randstrahl, wie auch die übrigen Strahlen miteinander verbindet, gespannt wird, so zieht der Muskel die Strahlen auseinander und man könnte somit den Muskel auch als Spreizer der Brustflosse bezeichnen, wie es auch MECKEL in seiner Arbeit „System der vergleichenden Anatomie“ (Halle 1828) tut. Nachdem wir uns nun mit den ventralen Muskeln der Brustflosse bekannt gemacht haben, möchte ich noch die Frage der Entstehung dieser Muskulatur aufwerfen. Was nämlich den *Musculus abductor superior pinnæ thoracicae* und den *Musculus abductor inferior pinnæ thoracicae* anbetrifft, so können wir schon nach den Ansätzen der beiden das Urteil fällen, daß der erstere ein sekundäres, der zweite dagegen ein primäres Gebilde ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach hat sich der erstere durch Gliederung vom zweiten ausgebildet. Nicht so klar liegen die Verhältnisse beim *Musculus abductor proprius* des Randstrahles. Betrachten wir uns jedoch die Verhältnisse näher, so müssen wir zu der Ueberzeugung gelangen, daß auch dieser Muskel, wenn er auch ein sekundäres Gebilde ist, eher der primären Muskulatur zuzurechnen ist. Als Beweise zu dieser Annahme sollen uns folgende Tatsachen dienen:

- 1) die tiefe Lage des Muskels,
- 2) daß die sekundäre Muskulatur durch den lateralen Fortsatz auch den Randstrahl in Mitleidenschaft zieht, und
- 3) daß der Ansatz dieses Muskels auf den Teil des Randstrahles zu liegen kommt, wo die Verwachsung des *Propterygium* mit dem Randstrahl stattgefunden hat.

Dieser Muskel ist also bloß ein seitlicher Teil des *Musculus abductor inferior pinnæ thoracicae*, der bloß dank der Sonderstellung des Randstrahles seine Selbständigkeit erlangt.

Die dorsale Muskulatur besteht ebenfalls aus drei Muskeln, von denen jeder dem entsprechenden auf der ventralen Seite antagonistisch wirkt. Wir hätten dann somit einen oberflächlichen

*Musculus adductor superior pinnae thoracicae* und zwei tiefere, von denen der eine als *Adductor inferior pinnae thoracicae*, der andere orale als *Adductor proprius* des Randstrahles zu bezeichnen wäre.

An dem Ursprung des *Musculus adductor superior pinnae thoracicae* sind die *Clavicula*, das *Coracoid* und das bei den meisten Teleostiern dazukommende oben erwähnte Spangenstück beteiligt. Die ersten Fasern des Muskels entspringen von der Stelle, wo die *Clavicula* und das *Scapulare* sich durch eine Zackennaht verbinden. Weiter führt uns die Ursprungslinie einer Rauhigkeit an der *Clavicula* entlang bis zu der Stelle, wo sich das Spangenstück ebenfalls durch eine Zackennaht mit der *Clavicula* verbindet. Ueber diese Verbindungsstelle hinweggehend, läuft die Ursprungslinie des Muskels auf dem Spangenstück entlang, bis zum andern Ende desselben, wo das Spangenstück mit dem *Coracoid* in Verbindung tritt. Nachdem auch diese Verbindungsstelle übersprungen wird, entspringen noch ein Paar Fasern auch vom *Coracoid*.

Diese Ursprungslinie des *Musculus adductor superior pinnae thoracicae* ist auf Taf. XXV, Fig. 2 durch eine punktierte Linie gekennzeichnet. Auch dieser Muskel geht nach dem basalen Ende zu in eine mit einzelnen Zipfeln versehene Sehne über. Mit dieser Sehne inseriert sodann der Muskel an den einzelnen dorsalen Fortsätzen der Strahlen. Jedoch ist hierbei der Randstrahl nicht beteiligt, da, wie wir ja schon wissen, sich an dieser Seite der Muskelfortsatz des Randstrahles zurückgebildet hat.

Die Funktion dieses Muskels ist genau die entgegengesetzte der des *Musculus adductor superior pinnae thoracicae*. Er zieht eben die Flosse zurück und nähert sie der Körperoberfläche. Er beteiligt sich natürlich auch bei der oben erwähnten fächernden Bewegung der Flosse des Fisches, denn diese Bewegung kommt ja eben aus den rasch abwechselnden aufeinanderfolgenden Bewegungen der beiderseitigen oberflächlichen Muskeln zustande. Nach der Wegnahme des *Musculus adductor superior pinnae thoracicae* kommen wir auf den vollen Verlauf der beiden tieferen Muskeln; ich sage vollen Verlauf, denn den oberen Teil dieser beiden Muskeln, deren Ursprung weiter von der Flosse zu liegen kommt, sehen wir auch, wenn der *Musculus adductor superior pinnae thoracicae* noch nicht weggedrängt ist, wie es auch Fig. 10 auf Taf. XXV uns zeigt, auf der der eben erwähnte Muskel in seinem vollen Verlauf zu ersehen ist.

Der *Musculus adductor inferior pinnae thoracicae* zerfällt in zwei Teile, indem der erstere von der *Clavicula*, der zweite von

dem Spangenstück entspringt. Die Ursprungslinie des ersten Teiles liegt auf dem äußeren Clavicularrande und zwar ist dieselbe von der Stelle aus, wo sich das Spangenstück an die Clavicula anschließt, bis zur Oeffnung, die zwischen dem Coracoid und der Clavicula besteht (Oeffnung *r* auf Fig. 2, Taf. XXV) verfolgbar. Von hier aus zieht dieser Teil des Muskels zur Flosse hin, indem er unter dem Clavicularende des Spangenstücks hindurchtritt. Der andere Teil dieses Muskels entspringt von der untern innern Coracoidealfäche des Spangenstücks. Diese beiden Ursprungslinien des Muskels sind auf Fig. 2, Taf. XXV durch eine durchgezogene Linie markiert. Beide Teile des Muskels treten besonders deutlich dadurch hervor, daß zwischen ihnen der untere Teil des *Musculus adductor proprius* des Randstrahles zu liegen kommt. Die volle Vereinigung beider Teile ist überhaupt bloß in der Tiefe, also unter dem letzterwähnten Muskel, zu konstatieren. Die Lage dieses Muskels im Zusammenhang mit dem *Musculus adductor proprius* des Randstrahles zeigt uns am besten Fig. 11, Taf. XXVI.

Der Muskel setzt sich mit beiden Portionen an den Basalia an, es besteht jedoch hier meistens als eine sekundäre Erscheinung auch Beziehung der Ansatzsehne des Muskels zu den Strahlen, indem eben der Muskel hier und da auch sich an den Strahlen ansetzt. Der Randstrahl ist auch beim Ansatz dieses Muskels unbeteiligt. In funktioneller Hinsicht wirkt der Muskel synergistisch mit dem *Musculus adductor superior pinnæ thoracicæ*, bloß daß er durch seinen tieferen Ansatz imstande ist, die Flosse noch weiter zurückzuziehen und dieselbe auch noch in die Höhe emporzuziehen. Wir könnten also diesen Muskel als Heber der Flosse bezeichnen. Wenden wir uns nun dem dritten Muskel der dorsalen Seite zu.

Schon die Benennung des Muskels: „*Musculus adductor proprius* des Randstrahles“ zeigt uns, daß wir auch auf der dorsalen Seite einen Muskel antreffen, der speziell in Diensten des Randstrahles steht. Er stellt ebenfalls den Antagonisten des *Musculus abductor proprius* des Randstrahles dar. Auch seine Lage entspricht genau der des letztgenannten. Wir sehen nämlich, daß der *Musculus adductor proprius* des Randstrahles über die Oeffnung, die zwischen dem Coracoid und der Clavicula besteht, zu liegen kommt. Der obere Teil des Muskels entspringt, von der medianen Verbindung beider Schultergürtel ausgehend, von der vorspringenden Leiste, die wir an der Clavicula bemerkten, bis zu der Stelle, wo



basalwärts die Oeffnung *r* abgeschlossen wird. Der untere Teil dagegen läuft von der medianen Verbindung aus auf dem Coracoid und zwar auf der Leiste, die von der Verbindungsstelle des Spangenstücks mit dem Coracoid ausläuft. Außerdem müssen wir bemerken, daß diese Oeffnung *r* (Fig. 2, Taf. XXV) durch eine sehnige Membran überzogen wird, die somit eine Art „*Membrana interossea*“ bildet. Diese Membran wird ebenfalls von den tieferen Fasern des Muskels als Ursprung benutzt. Unter dem Spangenstück läuft der Muskel vollkommen frei hindurch, indem er sich der Wölbung anschmiegt, die das Spangenstück hier vor seiner Vereinigung mit dem Coracoid bildet. Mit einer drehrunden Sehne inseriert nun der Muskel an dem schon bei Beschreibung der Skelettteile erwähnten *Tuberculum inferius* des Randstrahles. Fig. 11 und 12 auf Taf. XXVI zeigt uns diesen Muskel in seinem vollen Verlauf. Fig. 2 auf Taf. XXV zeigt uns dagegen die genaue Ursprungslinie des Muskels am Knochen.

Wir haben schon oben gesagt, daß der *Musculus adductor proprius* des Randstrahles ein Antagonist von dem auf der ventralen Seite liegenden *Musculus adductor proprius* des Randstrahles ist; daher ist es auch ein leichtes, die Tätigkeit dieses Muskels zu bestimmen. Seine Aufgabe ist eben, den Randstrahl zurückzuziehen und so dem Körper des Tieres zu nähern. Außerdem zieht er den Randstrahl nach oben und kann bei einer gewissen Höhe der Kontraktion die Flosse in einer Weise spreitzen, die gerade entgegengesetzt ist der, wie es sein Antagonist — der *Musculus abductor proprius* des Randstrahles — tut, indem er eben die Flosse nach oben zu spreizt, wogegen der letztere sie nach unten zu auseinanderzieht.

So wie wir hier die dorsale Brustflossenmuskulatur antreffen, verhält sie sich bei allen von mir untersuchten Arten konstant. Jedoch wissen wir, daß nicht alle Teleostierarten an ihrem Schultergürtel das Spangenstück besitzen. So z. B. von den von mir untersuchten Arten gehört der Hecht zu denen, die kein Spangenstück besitzen. Die Muskulatur verhält sich in solchen Fällen jedoch ebenso. Es sind wiederum drei Muskeln mit derselben Funktion, bloß daß die Muskeln, die das Spangenstück als Ursprung benutzen, auch nur vom Coracoid und der Clavicula entspringen, wobei das Coracoid hier auch entsprechend größer ausgebildet ist.

Für uns ist die Tatsache, daß die Muskulatur der Teleostier, die kein Spangenstück besitzen, sich ebenso verhält, wie die der mit Spangenstück ausgerüsteten Arten, von weittragender Bedeutung,

denn wir ersehen daraus, daß das Spangenstück nicht der Muskulatur sein Entstehen verdankt, sondern von derselben unabhängig ist.

Wir ersehen weiter daraus, daß das Spangenstück zur größeren Befestigung der Teile des Schultergürtels dient. Durch das Spangenstück wird nämlich, wie schon O. THULO in seiner umfangreichen Arbeit: „Die Umbildungen der Gliedmaßen der Fische“ bewiesen hat, das Scapulare gegen die Clavicula gestützt. Also wir sehen, daß hier wieder eine Vorrichtung getroffen wird, den gelenktragenden Teil des Schultergürtels möglichst fest zu gestalten.

Was die Entstehung der einzelnen Muskeln der dorsalen Seite anbetrifft, so verhält es sich hier ebenso, wie wir es schon an der ventralen Seite gesehen haben. Auch hier müssen wir annehmen, daß der *Musculus adductor superior pinnae thoracicae* ein sekundäres Gebilde ist, dagegen die zwei übrigen tiefer gelegenen Muskeln primär entstanden sind, wenn man natürlich auch hier den *Musculus adductor proprius* des Randstrahls als einen Sprößling des *Musculus adductor inferior pinnae thoracicae* betrachten muß.

Ueberblicken wir nun jetzt noch einmal die ganze Brustflossendomuskulatur der Teleostier, so müssen wir, wenn wir die Muskelverhältnisse bei Selachiern und den Ganoiden ins Auge fassen, konstatieren, daß die ganze Muskulatur der Teleostier viel mehr differenziert ist. Schon allein die Untersuchung der Muskulatur der Teleostier muß uns vermuten lassen, daß das Bewegungsvermögen der Knochenfische ein viel reicheres und komplizierteres ist. Insbesondere überrascht einen die genaue Abgrenzung einzelner Muskeln. Jeder Muskel läßt leicht auf seine funktionelle Aufgabe schließen. Außerdem muß uns die Ausbildung einer speziellen Muskulatur für den Randstrahl unwillkürlich auf den Gedanken bringen, daß derselbe eine Sonderstellung andern gegenüber einnimmt. Man kann leicht ersehen, daß es sich hier um Arbeitsteilung handelt. Denn nimmt der Randstrahl eine Sonderstellung ein, führt er freiere Bewegungen aus im Vergleich mit anderen, so ist die spezielle Muskulatur für denselben eine äußerst zweckmäßige Errungenschaft der Knochenfische.

Noch viel bedeutendere Angaben liefert uns die Muskulatur, wenn wir auch die Versorgung derselben mit Nerven einer Untersuchung unterziehen. Wenn wir nämlich die Nerven, die zur Versorgung dieser Muskulatur dienen, genau verfolgen, so sehen wir, daß aus den drei oder vier Nervenstämmen, die den Plexus brachialis bilden, einer stets seine Aeste nur an die zwei Muskeln des Rand-

strahles abgibt, wobei er, nachdem er an der obern Fläche den einen Muskel versorgt hat, durch das an dem Scapulare liegende Nervenloch (Taf. XXV, Fig. 2 O) zur unteren Fläche durchtritt und hier den anderseitigen Muskel des Randstrahls versorgt. Dieser Nerv tritt auch mit einem Ast in das später zur Besprechung gelangende Scapulare-Randstrahlgelenk. Wir sehen also, daß die Muskulatur des Randstrahls vollständig selbständig ist und das führt uns natürlich auch indirekt zu der Annahme, daß der Randstrahl eine große Selbständigkeit besitzt und daß er größere Aufgaben auszuführen hat als die übrigen. Diese Annahme wird noch weiter bestärkt, wenn wir nämlich die Verhältnisse bei *Trigla hirundo* uns ansehen. Wir wissen, daß bei *Trigla hirundo* drei Strahlen eine besondere Selbständigkeit erlangen und wenn wir die Muskulatur derselben untersuchen, so sehen wir, daß auch hier für jeden dieser drei Strahlen selbständige Muskeln ausgebildet sind. Und in der Arbeit von STANNIUS: „Peripheres Nervensystem der Wirbeltiere“ finden wir eine Angabe, danach diese speziellen Muskeln der fingerförmigen Organe der *Trigla hirundo* ausschließlich vom 3. Spinalnerven versorgt werden.

### Gelenkverbindungen.

An den Gelenkverbindungen nimmt vor allem einerseits der primäre Schultergürtel, andererseits das primäre Flossenskelett teil. Die Ontogenese dieser Teile ist bereits von mehreren Forschern behandelt worden. So gibt uns z. B. SWIRSKI in seiner Abhandlung „Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechts“ (Dorpat 1880) über die ontogenetischen Vorgänge bei Bildung dieser Skeletteile ein klares Bild. Er zeigt an der Hand von genau durchgeführten Serienuntersuchungen, daß der primäre Schultergürtel und das primäre Flossenskelett des Hechtes ontogenetisch nicht nur miteinander sehr nahe verwandt sind, sondern auch aus einer einheitlichen Knorpelplatte hervorgehen, die erst weiterhin sich in die einzelnen Elemente des primären Schultergürtels, und in die einzelnen Basalia mit den hinter ihnen liegenden Teilen des primären Flossenskeletts differenziert. SWIRSKI sagt: „Die Extremitätenplatte steht mit dem Schultergürtel in kontinuierlichem geweblichen Zusammenhange.“ Zwar bemerkt er weiter, daß der Schultergürtel unverkennbar früher zur vollen Entwicklung gelange



als die Flosse, doch ist diese Differenz von keiner größeren Bedeutung. Hauptsache ist die einheitliche Anlage beider und diese ist auf Grund der Untersuchungen anderer Forscher auch für andere Teleostier nachgewiesen worden. Also erst durch eine sekundäre Gliederung ist die Gelenkverbindung von Schultergürtel und Basalia zustande gekommen, indem an der Stelle der Trennung zunächst eine Lockerung des Gewebes vor sich ging. Ueber diese histologische Veränderung des Knorpels finden wir auch Angaben bei SWIRSKI. Es tritt als Bindungsglied zwischen beiden Teilen Faserknorpel auf, der — wie leicht aus dem oben Gesagten zu ersehen ist — eine Umbildung aus dem anfänglichen Hyalinknorpel darstellt. Dieser intermediäre Faserknorpel bildete zunächst eine Synarthrose zwischen dem Schultergürtel und Basalia des Flossenskeletts und aus dieser Synarthrose ging weiterhin eine höhere Gelenkverbindung zwischen beiden hervor. Eine solche Umwandlung wird uns in vortrefflicher Weise von Prof. SEMON in seiner Abhandlung: „Zur vergleichenden Anatomie der Gelenkverbindungen der Wirbeltiere“ geschildert. Prof. SEMON geht in seiner Arbeit ebenfalls von der Synarthrose als der primitivsten Form aller Verbindungen aus. Er zeigt, daß eine Synarthrose entweder konstanter Besitz des Individuums bleibt oder den Ausgang für die neue Gelenkform bildet. Diese Umbildungen umfassen eben das Zwischengewebe der Synarthrose. Indem dies Zwischengewebe der Synarthrose seine Festigkeit verliert und allmählich hier und da Spalten im Gewebe auftreten, bilden sich einzelne Höhlen im Zwischenraum. Natürlich treten dieselben mehr im Zentrum des Zwischenraumes auf. An der Peripherie bleibt die kontinuierliche Verbindung vollständig intakt. Derartige Umbildungen führen nun zu Gelenkverbindungen, die Prof. SEMON als Periarthrosen bezeichnet. Periarthrosen sind eben Gelenkverbindungen, in denen schon von einer gewissen Gelenkhöhlung oder einem Gelenkspalt die Rede sein kann. Die Periarthrose ist somit ein Uebergangsstadium von einer Synarthrose zu einer Diarthrose. Prof. SEMON äußert sich in seiner Arbeit dahin, daß diese Höhlenbildungen durch den Umstand hervorgerufen werden können, daß von einer gewissen synarthrotischen Gelenkverbindung größere Tätigkeit verlangt würde. Er ist der Ansicht, daß im Kampfe ums Dasein primitiv angelegte Gelenkverbindungen eine höhere Stufe der Entwicklung erlangen können.

Betrachten wir an der Hand dieser Grundlage die Verhältnisse der Schulterflosse der Teleostier.

Verbindungen der Basalia mit dem Schultergürtel. Die Basalia verbinden sich teils mit dem Scapulare, teils mit dem Coracoid. Sowohl an ihnen, wie an den mit ihnen in Verbindung tretenden Knochen des Schultergürtels finden wir im entwickelten Zustande angepaßte Gelenkflächen. Die äußere Untersuchung zeigt ein straffes Gewebe, welches vom Periost des Schultergürtels auf den Periost der Basalia übergeht und diese einheitlich, nicht gesondert, mit dem Schultergürtel verbindet (Taf. XXVII, Fig. 14). Dies straffe Gewebe bildet eine ventro-dorsal zusammengedrückte, eine breite ventrale und dorsale Fläche und einen schmalen oralen und aboralen Rand darbietende Scheide um die betreffende Stelle; oralwärts grenzt sie an die Gelenkkapsel des Randstrahles, ohne jedoch mit ihr in innige Beziehung zu treten.

Schneiden wir nun das äußere straffe Gewebe dorsal durch, so daß wir einen Einblick ins Innere der Gelenkverbindung erhalten, so finden wir folgendes: Zwischen dem Schultergürtel und den einzelnen Basalia besteht ein Zwischengewebe. Hierbei ist zwischen jüngeren und älteren Individuen zu unterscheiden. Bei kleinen jungen Fischen findet sich eine kontinuierliche innere Verbindung derselben, also eine Synarthrose, oder nach der SEMONschen Nomenklatur ein Vollgelenk. Hat dagegen der Fisch ein älteres, mehr entwickeltes Stadium erreicht, so existieren im Innern des Gelenkes einzelne Lücken und Spalten, das Zwischengewebe nimmt eine Art von Netzgestalt an, indem sich einzelne Züge desselben in netzförmiger Weise von einem Skelettteil zum andern hinüberziehen. Namentlich treten diese Lücken und Spalten besonders stark im zentralen Teil auf, während gegen die Ränder zu die kontinuierliche Verbindung überwiegt, bis endlich das Zwischengewebe in die schon oben erwähnte äußere, in den Periost beider Teile übergehende periphere Scheide ausläuft.

Wir sehen hier also deutlich die Idee, die Prof. SEMON in seiner Arbeit ausgesprochen hat — daß nämlich infolge von Ausföhrung größerer Bewegungen auch die Art der Gelenke sich ändert — bei den Teleostiern bewiesen.

Ein junges Individuum stellt lange nicht die Anforderung an seine Gelenkverbindungen wie ein im Kampfe ums Dasein stehendes, vollentwickeltes Tier. Kurz, wir sehen, daß der Uebergang von der Synarthrose zur Periarthrose unter erschwerten Lebensverhältnissen leicht vor sich geht; ich bezeichne diese weiterentwickelte Form der Verbindung als Periarthrose, da dieselbe in ihrer vollen Reife vollkommen mit der Auffassung einer Periarthrose

übereinstimmt. Wir werden später auch die Gelegenheit haben, zu sehen, daß auch eine Diarthrose sich auf ähnlichem Wege von primären Formen ableiten läßt. Taf. XXVII, Fig. 13 zeigt uns dies Gelenk zwischen den Basalia und dem Schultergürtel in seiner zur vollen Reife gelangten Gestalt. Der periphere gewebliche Zusammenhang ist von oben her der Länge nach durchgetrennt und wir haben somit hier die Möglichkeit, auf der Skizze die Verhältnisse auch im Innern des Gelenkes uns anzusehen. Wir sehen hier eben das Zwischengewebe in netzförmiger Weise von dem Schultergürtel zu den Basalia herüberziehen, ebenfalls sehen wir, daß sich, wie schon oben erwähnt, wie an den Basalia so auch an dem Schultergürtel primitive Gelenkpfannen ausgebildet haben.

Es sei aber schon gleich hier erwähnt, daß diese Gelenkverbindung zwischen den Basalia und dem primären Schultergürtel als konstant für fast alle von mir untersuchten Arten angenommen werden darf. Jedoch finden wir auch eine Ausnahme von diesem in der Regel konstanten Verhalten, und zwar zeigen diese Ausnahme einige der Cyprinoiden, so z. B. der Karpfen und *Barbus fluviatilis*, wir finden auch bei diesen die ersten drei Basalia aboralwärts gerechnet ebenso mit dem Schultergürtel verbunden, wie oben geschildert wurde, dagegen weicht das vierte Basale von der Regel ab. Dies vierte Basale ist das Skelettstück, welches wir in der Arbeit von GEGENBAUR (1865) als *Metapterigium* bezeichnet finden. Es ist auch bei allen von mir untersuchten Arten das ansehnlichste von allen übrigen Basalia. Bei Cyprinoiden dagegen finden wir es ziemlich stark zurückgebildet und die Verbindung dieses Basale ist hier viel primitiver, als es sonst in der Regel ist; wir sehen nämlich, daß dies Basale hier einfach syndesmodisch mit dem Coracoid verbunden ist. Und zwar dient zu dieser Verbindung ein Teil der oben erwähnten peripheren Scheide; nachdem dieselbe nämlich den übrigen drei Basalia als Gelenkkapsel sozusagen gedient hat, geht aus ihrem aboralen Ende ein straffes Band hervor, das die Verbindung herstellt. Wenn wir uns nun nach dem Grunde dieses Sichzurückbildens fragen, so glaube ich, daß wir die richtige Antwort treffen, wenn wir den Grund zu diesem Verhalten darin erblicken, daß gerade diese Teleostierart diejenige ist, bei der zuerst die großen Umbildungen am Randstrahle zu erblicken sind und daß dadurch eben die übrigen Teile in ihrer Entwicklung mehr oder weniger vernachlässigt wurden. Wir haben schon oben gesehen, daß die ersten primitiveren Umbildungen des Randstrahles bei den Cyprinoiden zu konstatieren



sind, dagegen bei andern Arten sehen wir nur weitere Ausbildungen der bei den Cyprinoiden festgelegten Gestalt des Randstrahls. Und daß das Verhalten des vierten Basale bei den Cyprinoiden eine Rückbildung ist, ersehen wir am besten daraus, daß das entsprechende Basale schon eine bedeutend höhere Stufe der Entwicklung bei den Ganoiden erreicht hat.

Wenn wir nun diese Gelenkbildungen verlassen, so wollen wir uns jetzt weiter zu der, welche hinter der eben beschriebenen Verbindung zu liegen kommt, wenden.

Verbindung der Basalia mit den distal von ihnen gelegenen Skeletteilen der primären Flosse. Wir wollen hier zunächst unsere Aufmerksamkeit auf das Verhalten der distal von den Basalia liegenden Skeletteilen der primären Flosse zu dem sekundären Flossenskelett lenken. Dieses ist für uns insoweit gerade jetzt von Wichtigkeit, als daß wir dadurch erst uns Klarheit verschaffen, wie diese bei vielen Teleostierarten außerordentlich kleinen Gebilde zu einer Gelenkverbindung mit den verhältnismäßig großen Basalia gelangen. Diese Teile des primären Flossenskelettes werden zwischen die Muskelfortsätze der Strahlen aufgenommen. Sie kommen in die Rinne zu liegen, die durch die Strahlen am basalen Ende der Flosse gebildet wird; und nun werden diese kleinen Skeletteile in dieser Rinne durch Bandverbindungen mit den einzelnen Strahlen festgehalten, so daß eine gelenkartige Bewegung zwischen den Strahlen und diesen Teilen der primären Flosse nicht stattfindet. Die ziemlich straffe Bandverbindung gestattet bloß eine Verschiebung der Strahlen auf der primären Flosse. Wir haben schon bei der Beschreibung der Muskulatur und ihrer Funktion Gelegenheit gehabt, von einer solchen Verschiebung oder einem Gleiten der Strahlen auf der primären Flosse zu sprechen. Durch diese straffe Bandverbindung werden die kleinen Teile somit zu einem Ganzen verbunden. Man könnte dies Verhalten mit dem der Carpalknochen der höheren Wirbeltiere vergleichen. Wie diese durch straffe Bänder miteinander verbunden sind, um zusammen hier und da eine gemeinschaftliche Gelenkfläche zu bilden, so ähnlich verhalten sich hier diese kleinen Teile der primären Flosse. Durch Bänder mit Strahlen verbunden, sind sie innig aneinandergekettet, und so festgehalten bilden sie nach ihrem basalen Ende zu eine Art von Gelenkfläche, der anderseits einzelne Gelenkflächen am peripheren Ende der Basalia entsprechen. Erst nach dieser Feststellung können wir uns richtig eine Möglichkeit der Verbindung zwischen diesen Teilen und den Basalia vorstellen.

Diese Verbindung zeigt denselben Charakter, wie wir es bei der Verbindung der Basalia mit dem Schultergürtel kennen gelernt haben. Jedoch finden wir bei dieser Verbindung bei den meisten Teleostiern keinen Uebergang von der reinen Synarthrose zur Periarthrose. Diese Verbindung ist sehr straff und läßt fast bei allen Arten nur äußerst geringe Bewegungen zu. Wie wir aus der Fig. 13 (Taf. XXVII) ersehen, läuft auch hier eine ähnliche periphere Scheide von den einzelnen Komponenten der Verbindung herüber.

Eine Ausnahme bilden in Bezug auf diese Verbindung bloß einige Siluroiden. Schon oben haben wir erwähnt, daß bei einigen Siluroiden die Tätigkeit, die sonst bei allen Arten der Verbindung zwischen den Basalia und dem Schultergürtel zufällt, auf die Verbindung der Basalia, mithin distal von denselben liegenden Teilen der primären Flosse übertragen wird. Die Folge davon ist natürlich, daß diese letztere Verbindung bei diesen einzelnen Knochenfischen weiter entwickelt ist. Wir können hier den Uebergang von Synarthrose zur Periarthrose ebenso konstatieren, wie wir es früher bei der Verbindung der Basalia mit dem primären Schultergürtel getan haben. Dagegen bleibt die Verbindung der Basalia mit dem primären Schultergürtel auf ihrem primitiven Zustande bei diesen Arten bestehen, oder diese Verbindung bildet sich noch weiter zurück, bis wir bei einigen Siluroiden die Basalia mit dem Schultergürtel verwachsen antreffen. Auch hier sehen wir deutlich, daß infolge verschiedener Lebensverhältnisse ganz abnorme lokale Bildungen zu stande kommen.

**Verbindung des Randstrahles mit dem Schultergürtel (Scapulare).** Sie ist die interessanteste Gelenkverbindung.

Zuvor mögen einige biologische Verhältnisse betreffend diese Verbindung mitgeteilt werden. Gerade die Gliedmaßen der Fische sind im weitesten Sinne von den Lebensverhältnissen und den Leistungen, die von den Tieren verlangt werden, abhängig. Es ist eine unbestrittene Tatsache, daß z. B. die paarigen Extremitäten der Fische vor allem Schwimmorgane sind, also Organe, die zur Fortbewegung nach Art von Rudern dienen. Sie besitzen aber eine noch viel ausgedehntere Tätigkeit. Auf diese verschiedenen Formen von Tätigkeit und Aufgabe, die an die Extremitäten gestellt werden, ist neuerdings vielfach in der Literatur hingewiesen worden. O. THILLO beschäftigt sich genau mit diesen Fragen. Auch in der schon oben erwähnten Arbeit von FIEBIGER finden wir Angaben hierüber.

Vor allem zeigen sämtliche Knochenfische das Bestreben, ihre Extremitäten so zu gestalten, daß sie dieselben nicht nur als Steuer- oder Schwimmapparat benutzen können, sondern auch durch dieselben auf dem Meeres- oder Flußboden sich fortbewegen können. Das beste Beispiel hierfür bietet uns z. B. die Fischart *Trigla hirundo*; wir sehen, daß sich hier an der vorderen Extremität des Fisches ganz besondere Organe aus den früheren Strahlen ausgebildet haben — die sogenannten fingerförmigen Organe. Mit diesen Organen ausgerüstet, sehen wir den Fisch auf dem Meeresboden einfach dahinkriechen.

Aber auch Knochenfische, die ähnlicher Organe entbehren, bewegen sich ganz gut zwischen Pflanzen und Steinen des Bodens vorwärts, und wie die Erfahrung uns lehrt, wird hierzu in erster Linie der besonders günstig dazu ausgebildete Randstrahl benutzt. Wir haben oben schon einmal erwähnt, daß man leicht beim lebenden Fisch bemerken kann, daß er den Randstrahl unabhängig von den übrigen Strahlen bewegen kann und auch umgekehrt. Dank diesem Umstande ist es möglich, daß die Fische sich durch Abstoßung mit dem Randstrahl von den Pflanzen und Steinen und durch die oben schon erwähnte fächernde Bewegung der übrigen Flossen allmählich sich auf dem Boden weiter bewegen. Von einigen brasilianischen Welsen berichtet z. B. O. THULO, daß sie, auf ihre Brustflosse gestützt, sogar übers trockene Land von einem Tümpel zum anderen wandern können.

Jedem, der sich mit der Fischerei beschäftigt hat, wird aufgefallen sein, daß manche Fische, wie z. B. die Forelle, Lachs und auch andere eine enorme Gewandtheit im Springen erreichen. Oefters habe ich z. B. Gelegenheit gehabt, zu sehen, wie eine Bachforelle, wenn sie vor einen Widerstand gelangte, aus dem Wasser emporschnellte durch ein starkes Sichkrümmen, um dann bisweilen ein paar Meter zu überspringen und sich dann wieder ins Wasser nieder zu lassen. Hierbei werden, was schon von Fachmännern wie auch von Männern der Wissenschaft festgestellt worden ist, die Brustflossen stark ausgespreizt und gleich Fallschirmen ausgespannt. Wir sehen also, daß hier wiederum den Extremitäten eine ganz besondere Tätigkeit zukommt. Von den sogenannten fliegenden Fischen wird berichtet, daß sie dank ähnlicher Vorrichtung in Distanzen bis zu 400 m durch die Luft schießen. Wir sehen also, daß die Extremitäten zu den verschiedensten Arten der Fortbewegung benutzt werden; jedoch ist auch das noch nicht die volle Aufgabe, die an die Flossen der



Knochenfische gestellt wird. Wir sehen vielmehr, daß dieselben Brustflossen der Knochenfische auch zum dauernden Festhalten an verschiedenen Gegenständen benutzt werden. Manche Knochenfische können z. B. längere Zeit sich an ein und demselben Ort aufhalten, indem sie sich entweder durch die ganze Brustflosse an einem Gegenstand festklammern, oder auch hier leistet wieder der Randstrahl allein diese Aufgabe, indem er sich an Steinen oder Pflanzen festhält.

Auch beim Schwimmen hat der Randstrahl keine leichte Aufgabe. Wir haben schon aus seinem Bau ersehen können, daß er der stärkste von allen ist und der Grund hierfür liegt darin, daß er, wie beim Schwimmen, so auch bei anderen Bewegungen dem größten Widerstand ausgesetzt ist. Z. B. beim Schwimmen ist er mit seiner Seitenfläche meistens gegen den Strom gerichtet und schützt somit den übrigen Teil der Flosse vor der zerstörenden Kraft des Stromes. Der übrige Teil seinerseits ist dann viel leichter imstande, die Steuerfunktionen auszuführen.

Endlich sehen wir, daß der Randstrahl der Flosse bei einigen Formen direkt den stachelartigen Charakter annimmt und dann nicht selten als Waffe dient. Hierüber finden wir nähere Angaben in der schon genannten Arbeit von O. THILO (1896).

Auch die von mir untersuchten Knochenfische zeigen, wie wir weiter sehen werden, in vielen Einrichtungen den allmählichen Uebergang eines Randstrahles in einen Stachel. Auf jeden Fall ersehen wir aus diesen biologischen Betrachtungen, daß der Randstrahl sich erstens ein größeres Bewegungsvermögen erworben hat und zweitens ist das Bestreben der Fische, ihren Randstrahl in einer bestimmten Lage festzuhalten, nicht zu verkennen.

Und nun wollen wir sehen, durch welche Umbildungen der Randstrahl sich das größere Bewegungsvermögen erworben hat und endlich, was es für Vorrichtungen sind, durch die der Fisch imstande ist, den Randstrahl in einer bestimmten Lage dauernd festzuhalten.

Wir haben schon gesehen, daß der gelenktragende Teil des Randstrahles dem primären Flossenskelett angehört, also hat sich auch diese Verbindung ontogenetisch ebenso ausgebildet durch Trennung von einer gemeinsamen Anlage, wie auch die zwischen den Basalia und dem primären Schultergürtel. Wenn also diese Scapulare-Randstrahlverbindung auch bei entwickelten Individuen eine höhere Stufe erreicht hat, so verdankt sie das ausschließlich den oben erörterten Umständen, die dem Randstrahl seine außer-

ordentliche Stellung verliehen haben. Schon bei der Skelettbeschreibung haben wir gesehen, daß sich am basalen Ende des Randstrahles eine regelrechte Gelenkfläche ausgebildet hat, die mit Leichtigkeit auf eine Sattelform schließen läßt. Wenn wir das Scapulare-Randstrahlgelenk bei den Knochenfischen in vollständig entwickeltem Zustande untersuchen, so finden wir stets, daß sich dasselbe wie eine Diarthrose verhält. Wir können leicht an diesem Gelenk alle Merkmale finden, die eine Verbindung zur Diarthrose stempeln. Wir haben hier eine vollkommene Gelenkkapsel, einen von jeglichem Zwischengewebe freien Gelenkspalt und die beiden Gelenkflächen zeigen auch bei der genauesten mikroskopischen Untersuchung ihren reinen hyalin-knorpeligen Charakter. Also ist hier die Entwicklung noch weiter geschritten, denn eine primäre Synarthrose müssen wir auch hier annehmen. Denn es ist wohl gänzlich ausgeschlossen, daß Gebilde, die so nahe verwandt sind wie der gelenktragende Teil des Randstrahles und die Basalia, einen grundverschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Gang durchmachen.

Wenn wir uns näher mit dieser Frage befassen, so finden wir auch die Bestätigung unserer Annahme. Wenn wir nämlich einen ganz jungen Fisch, etwa von  $1\frac{1}{2}$ —2 cm Körperlänge, auf die Scapulare-Randstrahlverbindung untersuchen, indem wir so einen kleinen Fisch in mikroskopische Serien zerlegen, so finden wir, daß in diesem Alter diese Verbindung noch sehr gut ihre ursprüngliche Beschaffenheit zeigt. Wir sehen nämlich auf so einem Serienschnitt, daß die Gelenkhöhle noch nicht ganz frei von Zwischengewebe ist, vielmehr ziehen durch dieselbe einzelne Fasern des Zwischengewebes, und je jünger das Individuum ist, desto mehr Reste des Zwischengewebes können wir in der Gelenkhöhle konstatieren. Einen ähnlichen Schnitt zeigt Fig. 14 auf Taf. XXV. Hier zieht ein Faserzug durch die Gelenkhöhle hindurch. Jedoch fällt es einem leicht ins Auge, wenn man diesen Zug mit dem seitlichen Kapselgewebe vergleicht, daß die Zellen des in der Gelenkhöhle liegenden Faserzugs stark zusammengedrückt und in die Länge gezogen sind. Dieser Umstand zeigt uns, daß durch ausgiebigere Bewegungen, die von dem Randstrahl ausgeführt werden, das Zwischengewebe gepreßt wird und auf diesem Wege allmählich verschwindet, bis wir endlich bei einem vollständig entwickelten Fisch mit einer reinen Diarthrose zu tun haben. Die Periarthrose ist also eine Zwischenstufe zwischen Syn- und Diarthrose, anderseits können wir jetzt den Satz aufstellen: Je größer

und mannigfaltiger das Bewegungsvermögen eines Skeletteiles ist, eine desto höhere Form erlangt das Gelenk. Die Gelenkflächen des Scapulare-Randstrahlgelenkes erfahren ebenfalls eine höhere Entwicklung, und es ist leicht begreiflich, daß hierbei gerade die Sattelform zur Ausbildung gelangt. Die Sattelform ist ja gerade diejenige, durch die der Randstrahl am besten die Möglichkeit erlangt, nicht nur die einfachen Streck- und Beugebewegungen auszuführen, sondern auch in der zweiten Achse des Gelenkes die so überaus wichtige seitliche Bewegung auszuführen, durch die er sodann die ganze Flosse spreizen und ausspannen kann. Fig. 13 auf Taf. XXVII zeigt uns das Scapulare-Randstrahlgelenk mit oben aufgeschnittener Gelenkkapsel. Hier sehen wir deutlich, daß es sich um eine echte Diarthrose handelt. Es wurde auch noch ein Präparat hergestellt, auf dem wir das Gelenk in der Längsachse der Skeletteile beschnitten sehen. Dies Präparat ist auf Fig. 15, Taf. XXVII abgebildet. Nach dieser Zeichnung können wir leicht feststellen, daß es sich hier um eine sattelförmige diarthrotische Verbindung handelt. Das Präparat wurde in der Weise hergestellt, daß die ganze Flosse und der Schultergürtel mit einer ganz feinen Säge in der Längsrichtung der Flosse durchsägt wurde und daß der Knorpel nach einer besonderen Färbemethode überall gekennzeichnet wurde. Bei sämtlichen Knochenfischen, die auf diese Verbindung von mir untersucht wurden, gelang es mir nachzuweisen, daß bei vollentwickelten Fischen diese Verbindung stets diarthrotisch ist und daß das Gelenk sattelförmig gestaltet ist.

Eine merkwürdige, aber äußerst interessante Sonderstellung zeigt in dieser Beziehung der *Hypoglossus vulgaris*. Wir sehen nämlich, daß bei diesem Fisch im Scapulare-Randstrahlgelenk eine Art von Meniskus vorhanden ist, die dazu dient, die Gelenkfläche des Randstrahls der des Scapulare anzupassen. Durch längere Untersuchungen dieses Gelenkes bin ich zur Annahme gelangt, daß dieser Meniskus aus dem ontogenetisch bestehenden Zwischengewebe sich ausgebildet hat. Im übrigen verhält sich das Gelenk auch bei diesem ziemlich abseits stehenden Individuum identisch mit dem oben beschriebenen.

Somit hätten wir nun die erste Aufgabe — welche Umänderungen es sind, die dem Randstrahl das größere Bewegungsvermögen verleihen — gelöst. Der Randstrahl, an den durch den Kampf ums Dasein größere Aufgaben gestellt werden, erreicht eben die diarthrotische Gelenkverbindung und wird dadurch in die vor-



teilhafte Lage versetzt, in einem zweiachsigen Gelenk seine Bewegungen auszuführen.

Schon am Anfang der Arbeit ist darauf hingewiesen worden, daß nicht alle Randstrahlen in der gleichen Entwicklungshöhe sich befinden. Als erste und zugleich eingreifende Einrichtung zum Zweck des Festhaltens des Randstrahles in einer bestimmten Lage ist natürlich die Ausbildung einer eigenen speziellen Muskulatur für den Randstrahl, die in ihrer Tätigkeit von den übrigen Brustflossenmuskeln unabhängig ist. Diese Einrichtung treffen wir, wie schon oben gesagt, bei allen Knochenfischen an. Allein hat es sich gezeigt, daß im Laufe der Zeit diese Vorrichtung nicht genügend ist, denn bei einer eintretenden Ermüdung dieser Muskeln fällt diese Vorrichtung naturgemäß weg. Daher sehen wir an verschiedenen Randstrahlen der Knochenfische Vorrichtungen getroffen, durch die das Ziel ohne anstrengende Tätigkeit der Muskeln erreicht wird. Am Randstrahl der Cyprinoiden konnte man der gleichen Vorrichtungen nicht finden. Dagegen zeigt schon der Lachs eine sehr zweckmäßige Einrichtung in dieser Hinsicht. Wir haben schon beim Besprechen des Skelettgerüstes der Randstrahlen darauf hingewiesen, daß beim Lachs die untere seitliche Fläche der sattelförmigen Gelenkpfanne des Randstrahls bedeutend höher ist als die obere. Wenn wir nun bedenken, daß diese untere Fläche fest von unten her sich dem Scapulare anlegt und dabei beim Aufrichten des Strahles an dem Scapulare bergabgleitet, dagegen beim Niederlegen desselben bergauf, so müssen wir uns sagen, daß hier die Natur wieder eine außerordentlich zweckmäßige Einrichtung getroffen hat. Stellen wir uns vor, daß der Randstrahl durch seinen Muskel aufgerichtet wird, so braucht nun der Muskel nicht die ganze Zeit in gespanntem Zustande zu verharren, da ja das Niederlegen des Randstrahls durch äußere Gewalten, wie Strom und dergleichen, unmöglich wird, da die untere Fläche der Gelenkpfanne fest gegen das Scapulare gestützt ist und nicht so leicht heraufrutschen kann, da die beiden Knochen sich gegenseitig stark hemmen. Um ein geringes ist diese Einrichtung bei den Siluroiden fortgeschritten, wo sich, wie wir schon oben bei der Skelettbeschreibung gesehen haben, die untere Fläche der sattelförmigen Gelenkpfanne direkt zu einem Hemmfortsatz ausgebildet hat, der ebenso, wie oben beschrieben, gegen das Scapulare sich stützt. Dazu kommt noch eine sekundäre Verbindung mit der Clavicula, die ebenfalls das Niederlegen des Randstrahls in großem Maße verhindert. Diese Einrichtungen zeigen uns aber auch zugleich das oben erwähnte

Bestreben der einzelnen Randstrahlen, in Stacheln überzugehen. So kann man z. B. die Randstrahlen vieler Siluroiden vollkommen als Stachel auffassen. Also wir sehen, daß auch in dieser Beziehung zweckmäßige Vorkehrungen von der Natur getroffen werden. Es kommt eben durch verschiedene Lebensverhältnisse eine ganze Hemmvorrichtung zustande.

Gedenken wir noch einmal dessen, was wir oben von der Lebensart der Fische und den Aufgaben, die an die Extremitäten und speziell an die Randstrahlen der Knochenfische gestellt werden, gesehen haben, so wird uns die Beantwortung der letzten Frage — welchen Umständen verdanken diese lokalen Umbildungen, die wir hier bei den Knochenfischen angetroffen haben, ihre Entstehung —, ziemlich leicht. Nachdem wir eben eingesehen haben, wie notwendig und andererseits wie zweckmäßig diese Einrichtungen sind, müssen wir sagen, daß die Entstehung all dieser Umbildungen ihren Ausgangspunkt und den berechtigten Grund im Kampfe ums Dasein haben. Alle diese Einrichtungen sind aus Anpassung an die gegebenen Lebensverhältnisse entstanden.

## Ergebnisse.

### I. Skelettgerüst.

a) Am primären Schultergürtel der meisten Teleostier bildet sich neben dem Coracoid und dem Scapulare ein besonderer Knochen aus — das Spangenstück. Dasselbe dient der größeren Befestigung des gelenktragenden Teiles des Schultergürtels.

b) Das Propterygium der primären Brustflosse wird vom Randstrahl so umwachsen, daß es schließlich mit ihm ein einheitliches Skelettstück darstellt. Hierdurch gelangt ein dem Schultergürtel ursprünglich ganz fremdes sekundäres Skelettgebilde mit demselben in Artikulation.

c) Von den Basalia ist das Metapterygium bei allen Teleostiern das stärkste. Eine Ausnahme bilden die Cyprinoiden, wo sich das Metapterygium stark zurückbildet.

d) Der Randstrahl zeigt durch bei verschiedenen Arten auftretende Hemmvorrichtungen die Tendenz, in einen Stachel überzugehen.

e) Dabei wird der Randstrahl als Gehwerkzeug, Bewegungs- und Festhaltungs-Organ benutzt. Bei voller Umbildung eines Rand-

strahls in einen Stachel wird derselbe zur Waffe, so bei einem Siluroiden.

## II. Muskulatur.

a) Dieselbe zeigt bei den Teleostiern eine bedeutend größere Differenzierung als bei den Ganoiden.

b) Die Ausbildung einer speziellen Muskulatur für den Randstrahl zeigt unverkennbar das Bestreben einer Arbeitersparnis. Wir sehen darin eine zweckmäßige Arbeitsteilung zum Ausdruck gebracht.

c) Diese spezielle Muskulatur des Randstrahles ist die primitivste Einrichtung, die zum Festhalten des Randstrahls in einer bestimmten Lage dient.

## III. Gelenkverbindungen.

a) Bei Gelenkverbindungen, die durch Trennung der Skeletteile aus einer gemeinschaftlichen Anlage entstehen, kommt zunächst eine Synarthrose zur Ausbildung.

b) Diese primitive Synarthrose kann sich allmählich zu den höchsten Gelenkformen — der Diarthrose — durch successives Schwinden des Zwischengewebes ausbilden.

c) Die Zwischenstufe zwischen Synarthrose und Diarthrose bei dieser Umbildung bildet die Periarthrose (Prof. SEMON).

d) Diese Umbildungen von den primitiveren Gelenkformen zu den höheren werden durch anstrengende Tätigkeit und besondere Bewegungen, z. B. grabende, kriechende, die von den betreffenden Gelenkverbindungen geleistet werden müssen, hervorgerufen.

## IV.

Für alle diese höheren Differenzierungen in den Muskeln, Skeletteilen und Gelenken bilden die speziellen Lebensverhältnisse die *causae efficientes*. Sie sind im Kampfe ums Dasein entstanden.

Auch an dieser Stelle möchte ich nicht unterlassen, meinen tiefgefühlten und bleibenden Dank Herrn Prof. Dr. F. MAURER in Jena auszusprechen, unter dessen Leitung ich die ersten Schritte in meinen Untersuchungen getan habe. Ferner danke ich Herrn Professor Dr. W. LUBOSCH für vielseitige Unterstützung während der Bearbeitung meines Themas, wie auch für das mir in Jena



zur Verfügung gestellte Material und für die Einführung in die mikroskopische Technik.

Ebenso möchte ich Herrn Prof. Dr. E. GÖPPERT für seine freundlichen Ratschläge und das mir zur Verfügung gestellte Material meinen aufrichtigsten Dank sagen.

Außerdem spreche ich hier meine aufrichtigste Dankbarkeit meinem Onkel TH. PYCHLAU aus für die mir in reichem Maße während meiner Arbeit zugedachte materielle Unterstützung.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BERNAYS, A., Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen, mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen.
- BRAUS, H., Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. Handb. der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirb. von O. HERTWIG, 1906, Bd. III.
- BLOCH, Oekonomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands.
- CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée, Paris 1799—1805.
- FIEBIGER, S., Ueber die Bauchflossen der Gobii. Anatom. Anzeiger, Bd. XXVII, 1905.
- GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig 1865.
- Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 1870.
- Grundriß der vergleichenden Anatomie, 1874.
- Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1898.
- GÜNTHERS Ichthyologie.
- HERTWIG, O., Ueber das Hautskelett der Fische. Morphologisches Jahrbuch, 1876, Bd. II.
- MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Halle 1828.
- OWEN, R., Anatomy of Vertebrates, London 1866—1868.
- SEMON, R., Zur vergleichenden Anatomie der Gelenkverbindungen bei den Wirbeltieren.
- STANNIUS, Das periphere Nervensystem der Fische, Rostock 1849.
- SWIRSKI, Untersuchung über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Diss. Dorpat, 1880.
- THILO, O., Die Sperrgelenke an den Stacheln einiger Welse, des Stichlings und Einhorn. Inaug.-Diss. Dorpat, 1879.
- Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXIV, 1896.
- VOGT und JUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, 1888—1889, Bd. II.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen, die für sämtliche Abbildungen gemeinsam sind.

*Clav* Clavicula.

*Cor* Coracoid.

*Sc* Scapulare.

*X* Spangenstück.

*O* Nervenloch im Scapulare.

*G* Gelenkflächen.

*R* Randstrahl.

### Tafel XXV.

Fig. 1. Schultergürtel eines *Salmo salar*, von der ventralen Seite gesehen. Ursprungslinie des *Musculus abd. sup. p. th.* Ursprungslinie des *Musculus abd. prop. d. R.* Ursprungslinie des *Musculus abd. inf. p. th.*

Fig. 2. Schultergürtel eines *Salmo salar* von der dorsalen Seite gesehen. Ursprungslinie des *Musculus add. sup. p. th.* Ursprungslinie des *Musculus add. prop. d. R.* Ursprungslinie des *Musculus add. inf. p. th.*

Fig. 3. Mittelstrahl aus der Flosse einer *Alosa vulgaris*. Vergr. 2 : 1.

Fig. 4 A. Randstrahl eines *Barbus fluviatilis* von oben. Vergr. 3 : 1.

Fig. 4 B. Randstrahl eines *Barbus fluviatilis* von der aboralen Seite. Vergr. 3 : 1.

Fig. 5. Randstrahl eines *Salmo salar* von vorn. Vergr.  $1\frac{1}{2}$  : 1.

Fig. 6. Randstrahl eines *Siluroiden* von vorn. Vergr. 3 : 1.

Fig. 14. Mikroskopisches Bild vom Scapulare-Randstrahlgelenk eines *Barbus fluviatilis*. Vergr. 250 : 1.

### Tafel XXVI.

Fig. 7. *Musculus abd. sup. p. th.* von *Salmo salar*.

Fig. 8. *Musculus abd. inf. p. th.* und *Musculus abd. prop. d. R.* vom *Salmo salar*.

Fig. 9. *Musculus abd. prop. d. R.* von *Salmo salar*.

Fig. 10. *Musculus add. sup. p. th.* von *Salmo salar*.

Fig. 11. *Musculus add. inf. p. th.* und *Musculus add. prop. d. R.* von *Salmo salar*.

Fig. 12. *Musculus add. prop. d. R.* von *Salmo salar*.

### Tafel XXVII.

Fig. 13. Verbindungen der Brustflosse mit dem Schultergürtel mit aufgeschnittenen Gelenkkapseln.

Fig. 15. Ein feiner Sägeschnitt durch ein vollständig entwickeltes Scapulare-Randstrahlgelenk eines *Barbus fluviatilis*.



# Zur Phylogenese des Nierenorganes (Holo-nephros) der Knochenfische.

Von

**B. Haller,**

a. o. Professor der Zoologie in Heidelberg.

Hierzu Tafel XXVIII—XXXIII und 8 Figuren im Text.

EMERY war bekanntlich der erste, der, nachdem er bei dem geschlechtsreifen Fierasfer die Niere aus drei Abschnitten, einem kopfwärtigen, rückenwärtigen und hinteren bestehend erkannte und in dem kopfwärtigen Abschnitt das große MALPIGHISCHE Nierenkörperchen mit seinem geschlängelten Nierengang feststellte, den er später auch bei jungen Tieren von *Aetherina* und *Mugil* und *Zoarces*embryonen sah, und welcher kopfwärtige Abschnitt den Namen Vorniere führt, den Satz aussprach, daß diese Vorniere „bei erwachsenen Teleostiern fortbestehen kann und in vielen Fällen wirklich fortbesteht“ (4). Seither ist die Knochenfischnieren auf ihre Ontogenese bei verschiedenen Formen verfolgt, die Vorniere oder Kopfnieren in der durch EMERY erkannten Gestalt gesehen, doch jedesmal, zuerst durch BALFOUR (1, p. 16), betont worden, daß die Vornieren sich beim entwickelten Tiere stets rückbildet und sich bloß als „pseudolymphoides Organ“ erhält. PARKER (16) behauptete dann, daß das Vornierenrudiment durch den Mesonephros oder die Urnieren, indem sich dieser den Vornierenplatz aneigne, verdrängt würde.

Seither ist EMERYS Behauptung zu ihrem guten Rechte gelangt, da GUITEL (9) den Nachweis dafür erbrachte, daß die Vorniere als großes MALPIGHISCHES Körperchen und aufgewundener Nierengang, welcher letzterer sich in den des übrigen Nierenteiles kontinuierlich fortsetzt, bei den Gobiesociden sich zeitlebens forterhält.

Ist somit diesbezüglich ein Fortschritt erzielt worden, da nun das Fortbestehen der „Vorniere“ für manche Formen, den Fieras-

feriden, Zoarcen und Gobiesociden, also bei Vertretern verschiedener Abteilungen, festgestellt ist, indessen sie sich bei vielen anderen, unter anderen bei den Salmoniden, rückbildet, so ist bezüglich des Verhaltens des übrigen Nierenorganes des geschlechtsreifen Tieres seit HYRTL fast nichts geschehen. Dieser Unterschied in seiner auf eine große Zahl von Formen ausgedehnten Arbeit (11) an der Knochenfischniere drei Abschnitte: die Kopf-, Bauch- und Kaudalniere. Die zweite hat verschiedene Ausdehnung der Länge nach. Es bilden die drei Abschnitte entweder ein zusammenhängendes Ganzes, oder sind verschiedentlich voneinander getrennt. Vielfach fehlt die Kaudalniere. Die Kopfniere kann auch fehlen, so bei sämtlichen Lophobranchiern, dann bei *Muraena*, dem *Mastacombalus* und *Centronotus*, indessen sie bei den Sklerodermi, Gymnodonten und Pterois die Gesamtniere vertreten soll.

Um aber die Frage beantworten zu können, welche Umstände das Erhaltenbleiben der sogenannten Vorniere bei den Knochenfischen erforderten und welche wieder ihre Rückbildung bedingten, dazu bedarf es in erster Linie der Feststellung der Verhältnisse des gesamten Nierenapparates bei verschiedenen Formen in genauer Weise.

Dabei ist die Berücksichtigung der Ontogenese von Bedeutung, wie denn auch der Vergleich der ontogenetischen Zustände mit den der nächsten Verwandten, nämlich der Ganoiden. Hierfür bietet die vorhandene Literatur reichlichen Stoff.

Was zuvörderst die ontogenetischen Zustände bei den Ganoiden betrifft, so sind auch bezüglich der Nierenentfaltung die direkten Anschlüsse an die Selachier selbst bei den Knorpelganoiden nicht mehr erhalten, wie denn dies die ganze Organisation dieser erfordert, um so mehr sind ihre diesbezüglichen Verhältnisse geeignet, Licht auf den Werdegang der Teleostnieren zu werfen.

Aus den klaren Beschreibungen JÜNGERSENS (12) wissen wir, daß die „Vor- oder Kopfniere“ von *Acipenser* aus dem vorderen Ende des sich am After öffnenden jederseitigen Nierenganges und aus einem großen Glomus besteht. Das vordere Ende des Nierenganges beschreibt in den 5—6 ersten postpericardialen Körpersegmenten Windungen, biegt dann am vordersten Ende dieses Raumes um und endet mit einem gleichfalls gewundenen absteigenden Schenkel. Dieser „mediale Schenkel“ ist nun jederseits mit 6 flimmernden Peritonealtrichtern ausgestattet, von denen 5 in offene Verbindung mit einer Art mächtig entwickelter BOWMANscher Kapsel treten, die sich unter der Aorta zwischen den beider-

seitigen Vornieren entlang zieht, während das vorderste Paar von Trichtern vor der Kapsel in die offene Bauchhöhle mündet“. In die große Kapsel ist der große Glomus eingestülpt und dadurch, daß der Kapselraum durch Querwände in ebenso viele Kammern abgeteilt ist wieviele Trichter sich vorfinden, erweist sich dieses ganze große Nierenkörperchen als aus ebensovielen, also fünf Einzelnierenkörperchen gebildet. Die Aufwindung des Nierenganges an der „Vorniere“ erweist sich dabei als etwas Sekundäres, da in früheren ontogenetischen Stadien das Rohr auch hier nach SALENSKYS (20) Befunde gerade war.

Schon vorgeschrittener sind die Verhältnisse der „Vorniere“ bei *Amia* nach JÜNGERSEN (13), da bei dieser der große Glomus sich in eine nicht mehr durch Scheidewände abgeteilte und somit einheitliche Kapsel öffnet, die nun den Namen Vornierenkammer führt. Der Einheitlichkeit dieses, aus mehreren Teilen entstandenen abgeschnürten Cölomraumes entspricht auch die Einzahl des Innentrichters, indessen ein Außentrichter, von dem Quergang dieses sich abzweigend, in den großen Cölomraum mündet.

Führt nun dieser Zustand von *Amia* zu den Teleostiern hinüber, so schließt er an *Acipenser* nicht an, zwischen beiden vermittelt vielmehr *Lepidosteus*. Nach BEARD (2) gehen von dem Vornierenwulst die vorderen Abschnitte vor der Entfaltung der „Vorniere“ schon zugrunde, doch mag so etwas in geringerem Grade schon bei *Acipenser* erreicht worden sein, da nach FELIX (6, p. 140) die Vorniere im Maximalfalle auch bei *Lepidosteus* aus 5 Segmenten besteht. Es sind dann ebenso viele Vornierenkammern vorhanden, wobei aber schon die zwei oder drei hintersten miteinander verschmelzen. Da nun gleich wie bei *Acipenser* der in den großen Cölomraum einmündende Trichter auch bei *Lepidosteus* von dem Querkanälchen des ersten inneren Trichters abgeht, so ist wohl die Annahme gestattet, daß es die hinteren 4—5 äußeren und inneren Trichter sind bei *Amia*, welche sich rückbilden. Nach Angabe aller Autoren rückbildet sich die „Vorniere“ bei den erwachsenen bez. geschlechtsreifen Ganoiden.

Was nun den auf die „Vorniere“ folgenden, als „Urnier“ bezeichneten Abschnitt des Nierenorganes betrifft, so tritt dieser bei *Acipenser* nach JÜNGERSEN schon am 6. Tage auf und erstreckt sich dann auf das 3.—4. Segment hinter der „Vorniere“, indessen bei *Amia* diese Segmente bis zum 16. davon freibleiben und nur dieses und das nächstfolgende Segment Querkanälchen aufweisen.



Bei dem Stör finden sich dann nach JÜNGERSEN in einem gewissen Stadium des jungen Tieres mit Ausnahme der bezeichneten Segmente, in allen anderen Segmenten streng segmental angeordnete, den Myocommata entsprechende Harnkanälchen vor. „Nach hinten zu werden diese Urnierenkanälchen immer weniger und weniger entwickelt und gehen allmählich in einfache Anlagen über, bis auch diese in der Region hinter den Bauchflossen verschwinden, so daß durch die letzten Segmente nur der bloße Nierengang existiert.“ Die vordersten Harnkanälchen besitzen alle je ein MALPIGHISCHES Körperchen, jedoch noch keinen freien Trichter in das Cölom. Dagegen haben die nachfolgenden gleichfalls mit Nierenkörperchen versehenen geschlängelten Harnkanälchen schon die Peritonealtrichteranlage vom MALPIGHISCHEN Körperchen aus, die bei den weiter hinten gelegenen noch weniger entfaltet ist, wie denn überhaupt die hintersten Harnkanälchen weniger entfaltet sind. Später, am 9. Tage, tritt die cölomale Kommunikation überall auf. Solche finden sich auch bei *Amia* nach diesem Autor, doch gibt es dann ein Stadium, in welchem ziemlich regelmäßig „größere und mehr entwickelte Urnierenkanälchen mit kleineren und weniger entwickelten abwechseln“, und zwar meistens so, „daß ein kleineres der einen Seite einem größeren der anderen gegenüber liegt“. Gleiches findet sich nach BALFOUR (15) und PARKER (16) auch bei *Lepidosteus*. Zu dieser Zeit besteht noch die „Vorniere“. Jetzt besteht jedes aufgewundene Harnkanälchen aus einem aufsteigenden Schenkel, an dessen Ende das MALPIGHISCHE Körperchen und der Peritonealtrichter sich befinden, und einem absteigenden, in den Nierengang mündenden Schenkel, wobei das die beiden Schenkel verbindende Stück Schlängelungen aufweist. Des weiteren wachsen diese Urnierenkanälchen stark in die Länge, wodurch ein förmlicher Knäuel entsteht und die segmentweise Anordnung einer einheitlichen Drüsenmasse weicht, wobei sämtliche Außentrichter sich rückbilden. Nur nebenbei möchte ich bemerken, daß bezüglich der Entfaltung des Nierenorganes nach LEBEDINSKY (15) auch der *Crossopterygier Calamoichthys* ähnliche Zustände aufzuweisen scheint.

Wenden wir uns von diesem kurzen historischen Ueberblick an die Zustände der Knochenfische, so sind bezüglich der Ontogenese in erster Reihe FELIX' (5, 6) Befunde zu berücksichtigen. Es entsteht das große MALPIGHISCHE Körperchen der „Vorniere“ aus 5 segmentalen Anlagen, welche zur „primären Vornierenfalte“ sich zuvor vereinigt haben und es besteht dann die funktionierende

Embryonalniere gute Zeit hindurch aus dem großen MALPIGHIUSCHEN Körperchen und dem Nierengange. Es zeigt sich somit, wie ich bemerken möchte, an der „Vorniere“ eine im Verhältnis zu den Ganoiden cänogenetische Entfaltung, wobei aber der in das Cölom mündende Außentrichter nicht einmal zur Anlage gelangt. Auch ist das Kopfende des Nierenganges noch nicht geschlängelt. Die Fünfwärtigkeit der einheitlichen „Vornierenkammer“ ist nur noch daran zu erkennen, daß der große aber einheitliche Glomus durch 4 Aortenzweige versehen wird, die sich erst später zu einem Gefäßast vereinigen. Während der Weiterentwicklung an der „Vorniere“ bildet wie bei den Ganoiden das vordere Ende des Nierenganges einen auf- und einen absteigenden Schenkel, wobei sich dann beide in viele Schlingen legen. Umgeben wird die ganze „Vorniere“ von einem „pseudolymphaoiden“ Gewebe, das FELIX von einer Wucherung der Wände des Venenplexus herleitet. Das Ganze wird dann von einer dünnen Kapsel umgeben. Vom 185. bis 192. Tage nach der Befruchtung, nachdem die bleibende Niere in völlige Funktion getreten, beginnt die „Vorniere“ sich zurückzubilden, die als Embryonalniere allein mit dem Nierengange bestanden hatte.

Die Entfaltung der bleibenden Nieren, die der Harnkanälchen, von denen schon M. FÜRBRINGER (8) die anfangs metamere, später aber dysmetamer werdende Anlage beobachtet hatte, beginnt am 70. Tage der Ontogenese und ist am 150. beendet. Die Harnkanälchen werden in drei einander zeitlich folgenden Etappen angelegt und sind danach Harnkanälchen 1., 2. und 3. Ordnung. Die Harnkanälchen 1. Ordnung entstehen als solide kleine Zellhaufen von unbestimmter Herkunft, wobei eine Apposition bei ihrem Wachstum von der Umgegend her ausgeschlossen ist. Sie treten später mit dem Nierengang in Verbindung und erhalten dann ihre Lichtung. Die primären Harnkanälchen entfalten sich nie im vorderen Drittel des Nierenganges, sie treten zuerst im mittleren Drittel desselben auf und greift dann ihre Entwicklung kaudalwärts auf das ganze hintere Drittel über. Eine segmentale Anordnung dieser Harnkanälchen findet sich zwar im mittleren Drittel, nicht aber weiter kaudalwärts.

Die Harnkanälchen 2. Ordnung treten im „kranialen Abschnitt“ des Nierenganges etwa am 150. Tage erst auf und zwar zwischen den Kanälchen 1. Ordnung in ganz gleicher Weise wie diese. Während aber die letzteren nur an der dorsalen Seite des Nierenganges entstehen, können erstere rings um den Gang liegen

und somit auch ventralwärts. Es besetzen die Kanälchen 2. Ordnung eine größere Strecke am Nierengange, da sie kranialwärts endlich bis fast an die Vorniere reichen.

Die Harnkanälchen 3. Ordnung treten erst auf, nachdem „im vorderen Abschnitt Kanälchen 1. und 2. Ordnung vollständig ausgebildet sind. Sie unterscheiden sich dann von den beiden letzten außer der Zeit ihres Auftretens noch dadurch, daß sie nicht nur an der Peripherie des Nierenganges, „sondern auch an der Peripherie der Kanälchen 1. und 2. Ordnung entstehen können“. Keines der 3 Kanälchen ist von einem der beiden anderen ableitbar, doch münden die Kanälchen 3. Ordnung außer in den Nierengang auch in Kanälchen 1. und 2. Ordnung. „Jedes Kanälchen 3. Ordnung erhält einen Glomerulus.“

In der bleibenden Niere verschlingen sich alle diese Kanälchen zu einer massigen Drüse miteinander, wodurch auch die Grenze der beiderseitigen Nierenhälften unkenntlich wird, dort verläuft nur die „Stammvene“. Das „pseudolymphoide Gewebe“, bestehend aus „Rundzellenmassen“, füllt mit dem Venenplexus die Zwischenräume aus. Die bleibende Niere verlängert sich postanal zur Kaudalnieren, welche durch einen rechtsseitigen „Urnierenureter“ mit der übrigen Niere bez. dem Nierengange in Verbindung sich erhält. Dieser „Urnierenureter“ entsteht auf die Weise, daß der Nierengang einen kaudalwärtigen Blindsack aus sich ausstülpt, der mit seinem Kanälchen der Kaudalnieren anschmilzt.

So die funktionierende Niere, die aber auch funktionslose Bestandteile enthält. Diese treten noch vor den Harnkanälchen 1. Ordnung auf und sind „in der Mitte des Verlaufes des primären Harnleiters (so nennt FELIX den Nierengang) solide Verdickungen seiner Wand“, streng segmental und dorsal angeordnet. Diese Anlagen schnüren sich später vom Nierengang ab und liegen dann dorsal von diesem. Es liegen diese Kanälchen immer lateral, die Harnkanälchen medial.

Da diese fraglichen „Kanälchenanlagen“ nach dem Embryonalleben noch an Masse zunehmen und sogar miteinander vielfach verschmelzen und so Pakete bilden, ist ihre rudimentäre Bedeutung klar und FELIX ist neuerdings darum geneigt, mit SCHWAEN und BRACHET in ihnen ähnliche Gebilde zu sehen, wie es die Suprarenalkörper der Selachier sind.

Es rückbildet sich zum Schlusse die „Vorniere“ bei dem wachsenden Tier, ohne aber dabei zu verstreichen.



### A. Die Zustände bei *Salmo*.

Nach diesem Ueberblick über das momentane Wissen von der Teleostieriere möchte ich zur Mitteilung meiner eigenen Beobachtungen übergehen, doch glaube ich zuvor bezüglich der Auffassung des Nierenanges mit FELIX mich auseinandersetzen zu sollen.

Dieser Gang, der zuerst die sogenannte Vorniere oder, wie ich von nun an sie nennen möchte, den ersten Nierenabschnitt mit der renalen Mündung verbindet, nennt FELIX den primären Harnleiter. Die Bezeichnungen Vornierengang und Urnierengang will FELIX nicht verwenden und wohl mit Recht, denn dieser Gang der Knochenfische ist ja beides. Darum gebraucht er die Bezeichnung primärer Urnierengang im Gegensatz zum Ureter der Amnioten. Die Bezeichnung rührt von SEMPER (25) her, doch hat dieser unter dieser Bezeichnung, die er ja mit Bezug auf die Selachier zuerst gebraucht, wohl etwas anderes verstanden. Ich will hier die Geschichte der Nieren-Geschlechtsgänge der Selachier ins Gedächtnis wachrufen. Jener Gang (s. C. RABLS [18] Taf. XVIII), in welchen in einem gewissen Stadium der Nierenentfaltung die segmentalen Querkänäle münden und welcher Gang kopfwärts im sogenannten Vornierennephrostom endigt, analwärts aber getrennt von dem der anderen Seite sich nach außen öffnet, führt den Namen primärer Harnleiter. Allein wie verhält sich dieser Harnleiter zu jenem der Teleostier? Von diesem primären Harnleiter spaltet sich bei den Selachiern ein lateraler Gang ab, der mit dem Vornierennephrostom, der späteren Tube, zeitlebens in Verbindung bleibt und zum Ovidukt wird. Es ist dies der MÜLLERSche Gang. Nach diesem Vorgang bleibt somit ein Harnleiter zurück, der nicht mehr der primäre ist und außerdem beim männlichen Tiere auch als Samengang dient. An diesem, als sekundärer Urnierengang bezeichnetem Rohr (die sog. Vorniere ist ja nun verschwunden) gelangt dann bei höheren Formen der Prozeß zu weiterem Fortgang, indem der Samengang sich von ihm trennt. Da ich auf diese Frage speziell bei den Teleostiern zum Schlusse noch zu sprechen komme, möchte ich hier nur kurz erwähnen, daß wir allen Grund zu der Annahme haben, daß der MÜLLERSche Gang und der Samengang bei den Teleostiern sich vom primären Urnierengang abgetrennt haben und zwar schon bei ihren Vorgängern. Hat doch schon SEMON (22) für *Acipenser* und *Lepidosteus* den Nachweis erbracht, daß Hoden und Niere den Zusammenhang zeigen und hat dann später JÜNGERSEN (14) für *Amia* nachgewiesen, daß

hier ein weiterer Schritt bezüglich der Emanzipierung des Hodens von der Niere erfolgte, indem das Hodennetz die Niere nicht mehr durchsetzt und das extratestikuläre Hodennetz nicht mehr mit dem Nierengang in Verbindung bleibt. Einen weiteren Schritt zeigt dann der Crossopterygier Polypterus, bei dem das extratestikuläre Hodennetz nicht mehr mit dem Nierengang, sondern bloß mit dessen Endstück noch zusammenhängt, welcher Zustand, wie JÜNGERSEN darauf hinweist, „im großen und ganzen mit dem bei Teleostiern vollkommen übereinstimmt“. Trotz unserer mangelhaften diesbezüglichen Kenntnisse bei den Teleostiern steht heute der Annahme durchaus nichts im Wege — ein rudimentäres Mesorchium wird ja in vorliegender Arbeit für *Tinca* festgestellt — daß die beiden Geschlechtsgänge sich vom primären Harnleiter abgetrennt haben und daß der Teleostierharnleiter etwas Sekundäres ist. Es ist ein sekundärer Harnleiter oder Nierengang, doch freilich nicht im Sinne der Selachier. Am besten würde der Name tertiärer Harnleiter passen, aber auf keinen Fall kann die Bezeichnung primär dem Namen vorgesetzt werden. Im obigen Sinne nenne ich ihn den sekundären Harnleiter oder der Kürze wegen allein Harnleiter.

Meine Untersuchungen, die ich bezüglich von *Salmo* als eine Ergänzung der FELIXschen Arbeit betrachten möchte, erstrecken sich nicht auf Serien von Embryonen, sondern beginnen mit einem Embryo, bei dem die sogenannte Vorniere völlig ausgebildet und am Nierengang die Weiterentfaltung eingesetzt hat. Letzterer ist bereits in der sogenannten Vorniere aufgerollt.

An einem sagittalen Längsschnitte durch einen Embryo von 6 mm Länge, welcher das große Nierenkörperchen etwas lateralwärts traf (Textfig. 1 *NK*) und somit auch die rechte Kardinalvene (*vc.d*), aber nicht den Nierengang seiner Länge nach, sondern bloß das Zwischenstück zwischen dessen auf- und absteigendem Schenkel (*sug*), erkennt man kaudalwärts vom großen Nierenkörperchen 3 andere, viel kleinere Nierenkörperchen (*rnk*, *rnk'*, *rnk''*), die sich angelegt und bis zu einem gewissen Grade entfaltet haben, nun aber sich rückzubilden beginnen.

Querschnitte zeigen noch ihren Zusammenhang mit dem Nierengang (Fig. 22 *sug*, *sug'*, *sug''*). Die Stelle, welche mit dem Nierengang zusammenhängt, ist stark eingeschnürt und ein Lumen findet sich nur noch im MALPIGHIschen Körperchen vor. Sie bestehen aus dicht aneinander liegenden Zellen mit stark durch

Alaunkarmin gefärbten Zellkernen. Sie hängen an den Windungen des Nierenganges. Auf dem Längsschnitt (Textfig. 1) erkennt man deutlich zwischen dem 1. und 2. Querkanälchen eine Querverbindung; der 3. Querkanal ist länger, gewunden und zeigt

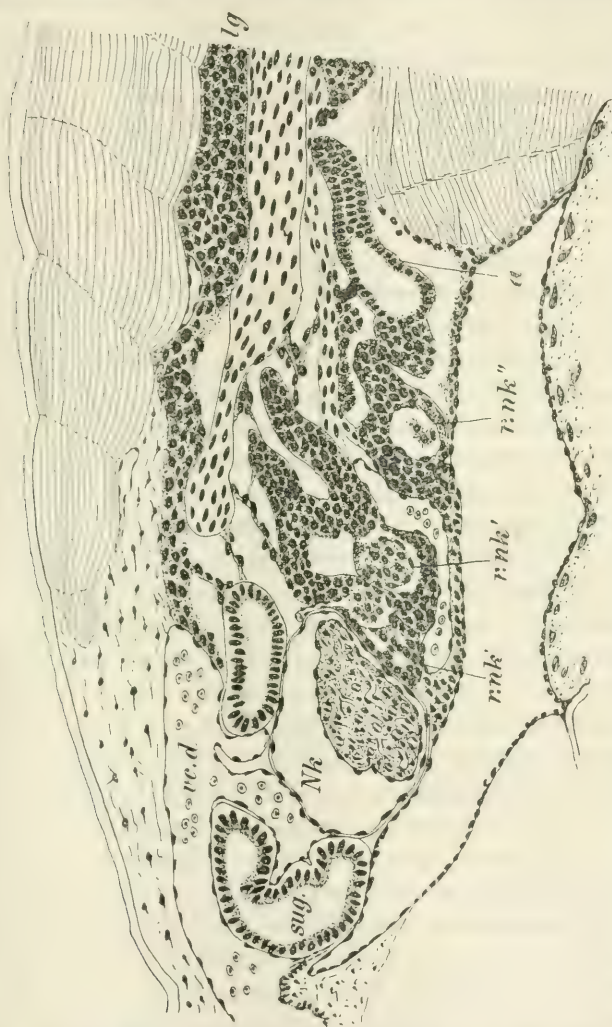


Fig. 1. *Salmo irideus*. Alter Embryo. Sagittaler Längsschnitt durch den ersten Nierenabschnitt, 3 hintereinander gelegene rudimentäre Segmentalorgane (*r.nk*—*r.nk''*) zeigend.

noch an einer Stelle eine Lichtung (a), doch wie die Schnittserie belehrt, sonst nirgends. Es hängt dieser Querkanal schon an der Stelle mit dem Nierengange zusammen, wo dieser bereits gestreckt ist und somit im Bereiche des 5.—6. Myomers, wobei das Nierenkörperchen im Bereiche des 4. Myomers liegt.



Es haben diese 3 Paar Nierenkörperchen nicht immer, nicht bei jedem Embryo gleichen Alters dieselbe hintereinander gelegene Stellung in der gleichen Sagittalebene, sondern wie es der Querschnitt zeigt (Fig. 22), können sie auch weiter lateralwärts liegen (*r.nk''*) und ihr Zusammenhang mit dem Nierengang kann dorsal oder ventral an diesem sein. Auch kann, was diesen Zusammenhang der beiden ersten Kanälchen betrifft, derselbe in gleicher Querebene oder weiter hinten sein. Eben darum läßt es sich schwer sagen, welchem Muskelsegment sie angehören und ist die Annahme wohl berechtigt, daß sie sich zur Zeit in sekundär vorgeschobener Lage befinden.

Auf demselben Schnitte (Textfig. 1 lg) war dorsalwärts ein Strang von ganz gleichem Gewebe wie jetzt die in der Rückbildung begriffenen Harnkanälchen. Auf dem Querschnitte eines nur wenig älteren Embryos (Fig. 22) war dieser Strang in gleicher Lage nicht da, indessen waren jederseits ein median gelegener Strang oberhalb des großen Nierenkörperchens vorhanden, von ganz demselben Gewebe. Aber auch sonst fanden sich ähnliche inselförmige Zellgruppen gleicher Art vor, die auch nur auf degenerierte Teile der Querkanälchen sich beziehen konnten, denn daß diese sich später zum „pseudolymphoiden“ Gewebe umwandelnden Zellstränge sich von den jetzt schon gut entfalteten Teilen des intrarenalen Venennetzes abgespalten hätten, wie dies FELIX beobachtet haben will, habe ich nie gesehen. Es finden sich außerdem Bindegewebsnetze in der Kopfniere vor und das Ganze wird jetzt schon durch die von FELIX richtig beobachtete Nierenkapselhülle umgeben. Diese besteht aus einer dünnen Membran einer einschichtig platten Zelllage. Ueberall beginnen aber jetzt schon jene Zellstränge an ihrer Peripherie lockerer zu werden, so, daß stellenweise wenigstens kleinere Zellgruppen sich abspalten.

Ich habe nach Quer- sowie horizontalen Längsschnitten die Form der Kopfniere zusammengestellt und auf Fig. 1 gezeichnet. In der Kopfniere (*I*) ist alles, was nicht funktionierend ist, grau, das Funktionierende gelb eingetragen. In der Mitte berühren sich bekanntlich die beiderseitigen großen Nierenkörperchen (*NK*), dann geht von jedem dieser der mediane Schenkel des Nierenganges ab, der dann, zwei Schlingen beschreibend, mit der dritten in den absteigenden Schenkel des Nierenganges übergeht. Dieser beschreibt jetzt noch keine weiteren Schlingen, höchstens Biegungen, zieht medianwärts und verläßt dann die Kopfniere, um in der bekannten Weise nach kaudalwärts zu ziehen. Lateralwärts von diesem Teil des Nieren-

ganges in der Kopfniere habe ich die rudimentären Querkänälehen mit ihren Nierenkörperchen eingezeichnet, und zwar ohne Zusammenhang mit dem Nierengang, welcher sich bei nur etwas jüngeren Embryonen noch erhält. Ich habe jederseits 4 solche Querkänälehen eingetragen, und zwar hinten die 3 beschriebenen, weiter vorn noch je ein anderes. Dieses habe ich nur an einem meiner 4 Querschnittserien als solches erkennen können, sonst lag an seiner Stelle nur ein Zellhaufen von „pseudolymphoidem“ Gewebe. Dies war um so überraschender, als ich dieses rudimentär gewordene Nierenkörperchen in einem Falle bei einem schon ausgeschlüpften, dottersacklosen Fischchen erkennen konnte (Fig. 30 *or.nk*). Es scheinen also bezüglich dieses ersten rudimentären Nierenkörperchens variante Zustände in der Zeit zu bestehen, was wohl aus dem Verhalten rudimentärer Organe seine Erklärung finden dürfte.

Somit hat die ganze Kopfniere eine etwa hammerförmige Gestalt, wobei ihr hinterer Abschnitt, allmählich sich verschmälernd, an dem gerade gewordenen Nierengange sich verliert. Medianwärts im breiten Abschnitte (Fig. 1) liegt, etwa im hinteren Teil der kopfwärtigen Hälfte, das große Nierenkörperchen, und dann folgen lateralwärts die Windungen des Nierenganges, die jedoch nicht ganz bis zur lateralen Peripherie reichen (Fig. 22). Zwischen ihnen knäueln sich die 4 rudimentären Querkänäle und liegen ihre gleichen Nierenkörperchen. Alles andere wird eingenommen durch das Venennetz und abgeschnürten Zellenkomplexen von „pseudolymphoiden“ Strängen.

Wie meine Vorgänger, so habe auch ich nie auch nur eine Andeutung von Anlagen äußerer, in das Cölom mündender Trichter gesehen, weder an den kleinen Nierenkörperchen noch an dem großen Nierenkörperchen. Es zieht die Cölomwand kontinuierlich an der ventralen Seite der Kopfniere hinweg bis zum medianen Mesenterium (Fig. 22); über ihr liegt die Nierenkapselwand, dann folgt die Venenwand oder rudimentäre Nierenteile.

Im Stadium wie das besprochene, sind bereits Querkänälehen, wie wir gleich sehen werden, entlang des Nierenganges angelegt, ja sogar die Nierenkörperchen sind in der Bildung begriffen, doch ist bis auf ein Paar die Bildung noch nicht abgeschlossen. Dieses Paar von fertigen Querkänälen und Nierenkörperchen wurde bisher auffallenderweise übersehen, was um so überraschender ist, als diese Nierenkörperchen an Größe alle späteren übertreffen, mit Ausnahme der beiden großen in der Kopfniere.

Sie liegen zwischen dem 12. und 13. postpericardialen Myomer. Auf einem horizontalen Längsschnitte habe ich sie abgebildet (Textfig. 2). Man sieht hier, daß das linksseitige Nierenkörperchen (*nk*) dem 12. postpericardialen Muskelsegment (*s.12*) entspricht, indessen das rechtsseitige (*nk'*) weiter nach hinten verschoben ist und zwischen diesem Myomer und dem 13. (*s.13*) gelegen ist. Auch erhält das rechtsseitige Körperchen seinen Venenast aus einem weiter hinten gelegenen Teil der betreffenden Vene, als das linksseitige. Die Mündung des Querkanalchens in den Nierenang, schon Windungen zeigend, befindet sich auf der rechten



Fig. 2. *Salmo irideus*, alter Embryo. Stück eines horizontalen Längsschnittes durch das vordere Ende des dritten Nierenabschnittes, das hier sich findende große Nierenkörperchenpaar (*nk*, *nk'*) zeigend.

Seite gleichfalls weiter hinten, im 13. Myomer; die des linksseitigen befindet sich, wie die Schnittserie zeigt, zwischen dem 12. und 13. Myomer. Es hat somit hier eine einseitige Verschiebung stattgefunden, ob nach vorn oder hinten, muß ich unbeantwortet lassen. Vielleicht gehören aber beide Querkanalchen dem 13. Segment an, wenigstens nach den Mündungsverhältnissen.

Es sind die Nierenkörperchen fast völlig fertig und die Kanalchen hohl (rechts ist das Kanalchen durch den Schnitt bloß hoch dorsalwärts getroffen). Eine Anlage eines Außentrichters ist nicht vorhanden.



Fassen wir nun zusammen, was über die embryonale Niere hier und überhaupt bisher ermittelt ward, so ergibt sich folgendes: Es besteht die jetzt funktionierende Niere erstens aus der sog. Kopf- oder Vorniere, die ich von nun an den ersten Nierenabschnitt (Fig. 1 *I*) nenne, und aus dem geraden Teil des Nierenganges. Dieser wird wieder dadurch, daß an ihm in der Höhe des 12. und 13. Myomers sich ein fertiges größeres Nierenkörperchen mit schon sich etwas schlängelndem Querkanälchen entfaltet hat, in zwei Abschnitte geteilt. Den kopfwärtigen Abschnitt nenne ich den zweiten (*II*), den kaudalen den dritten (*III*) Nierenabschnitt. Es liegt der erste Nierenabschnitt (Fig. 29) im 8.—10. oder im 1.—3. postpericardialen Myomerenbezirk, das große Nierenkörperchen liegt in den beiden letzten dieser 3 Segmente<sup>1)</sup>, ebenso wie bei eben ausgeschlüpften Tierchen, von welchen der Längsschnitt auf Fig. 29 herrührt.

Jetzt schon und noch mehr in den folgenden Stadien entfalten sich die Querkanälchen sowohl in dem zweiten, also in dem vom 5.—12. postcardialen Myomer gelegenen Nierenabschnitt, als auch in dem dritten Abschnitt in raschem Lauf. Sie sind dabei segmental oder besser intermyosegmental angeordnet, ähnlich den Muskelästen der Vena cardinalis dextra (Fig. 25).

Ein Querschnitt durch den zweiten Nierenabschnitt (Fig. 23), und zwar durch dessen hinterstem Teil, zeigt ein Querkanälchen (*nk*), das durch eine dünne, kompakte Brücke medialwärts mit dem rechten Nierengang (*sug*) zusammenhängt; es zieht dorsalwärts, und indem es medianst die sagittale Mittelebene überschreitet, stößt es dorsalst fast an die Aorta (*ao*). Anfangs ist dies Kanälchen solid und sehr kurz, verbreitet sich aber plötzlich und weist hier eine Höhlung auf, in der lose Zellen stark in der Wucherung begriffen sind. Hier legt sich mit diesem verdickten Ende die Kapsel des MALPIGHISCHEN Körperchens an, ohne daß sie sich weiter entfalten würde. Auf diesem Stadium beharren die Querkanälchen einige Zeit, bis sie sich dann rückzubilden beginnen. Es sind diese Kanälchen somit median gelegene.

Außer dem Nierengang und dieser Querkanälchenanlage finden sich um die Niere herum nur noch die größeren Venenstämme und ein lockeres Bindegewebe, ist aber nichts von „pseudolymphoidem“ Gewebe vorhanden.

---

1) FELIX gibt für den 37.—44. Tag das 3.—5. (welches?) Segment an.

In dem dritten Abschnitt der Niere sind die Anlagen der Querkanalchen gleichfalls intermyosegmental angeordnet (Fig. 25 und Textfig. 2), doch in ungleicher Entfaltung, indem zwischen schon in der Entwicklung weit vorgeschrittenen (*nk*) noch weniger entfaltete (*k*, *g*) lagern, doch alle intermyomer. Diese Kanalchen der beiden Seiten legen sich in jedem Segment fest aneinander (Fig. 24, 25), soweit sie eben in der Entwicklung genügend weit vorgeschritten sind, und weisen dann auch ein bereits etwas gewundenes Kanalchen auf, das jedoch zurzeit noch keine Höhlung besitzt. Eine solche zeigt sich aber an seinem oberen verbreiterten Ende, das gleich wie an dem zweiten Nierenabschnitt, jederseits fest an die Aorta sich anlegt (Fig. 25 *nk*, *nk'*). Es ist dies die Anlage des MALPIGHISCHEN Körperchens.

Die untere Wand der flachen Schale, welche Form diese Anlage hat, ist noch dickwandig; die obere Wand hellzelliger und einschichtig, legt sich der unteren fest an. In die Schale stülpt sich ein Gefäßsack ein, der mit je einem Aste der Aorta (*ao*) und mit einem Venenaste (Fig. 24 links, eigentlich rechts) zusammenhängt. Die soliden Kanalchenanlagen hängen alle mit dem Nierengang zusammen und machen zumeist eine Biegung von unten nach innen und dann nach oben (Fig. 24 rechts).

Auf dem abgebildeten Schnitte war der Zusammenhang mit dem linken Nierengang (*sug*) nicht klar, das Kanalchen schmiegte sich vielmehr fest an den Nierengang, doch wiesen zwei vorhergehende Schnitte das richtige Verhalten deutlich auf. Man sah da (Fig. 26 *D*) das untere Ende der Querkanalchenanlage etwas lateral mit dem Nierengang verschmolzen und oberhalb dieser Stelle auch in demselben eine kleine Höhlung. Ueberall konnte ich mich von diesem Zusammenhange vergewissern.

Es sind somit auch die beschriebenen, in der Entwicklung viel weiter vorgeschrittenen Kanalchenanlagen des dritten Nierenabschnittes gleich denen des zweiten Abschnittes dorsal gelegene Mediankanälchen. Außer diesen Kanalchenanlagen sind im dritten Nierenabschnitt auch noch andere jetzt vorhanden. Während die beiden beschriebenen mediodorsalen Kanalchenanlagen alle dorsal von der rechten Kardinalvene gelegen sind, sind die zu beschreibenden Anlagen im dritten Abschnitt zwar gleichfalls mediane, doch ventrale. Soviel ich erkennen konnte, sind diese Anlagen auch segmental. Jedesmal mit dem Nierengange verschmolzen, ziehen sie, zwischen Venenwand und der dorsalen Cölowand gelegen (Fig. 24 *lg*), medianwärts bis

zur sagittalen Medianebene der Niere. Sie sind durchaus kompakt auch an der Stelle ihres Zusammenhanges mit dem Nierengang (Fig. 26 *D.lg*) und lassen keine Zellgrenzen erkennen, sondern sie machen jetzt schon den Eindruck der Rückbildung. Sie gelangen, wie wir noch später sehen werden, nie zur Entfaltung, sondern zerfallen in „pseudolymphoides“ Gewebe. Ein solches Gewebe ist sonst in der Nierenanlage jetzt noch nirgends vorhanden, sondern ein lockeres Bindegewebe umgibt allseitig die Niere (Fig. 23, 24), soweit nicht die weiten Venen es verdrängen. Auch eine Nierenkapsel, die sich doch am ersten Nierenabschnitt schon gebildet hat, ist noch nicht vorhanden<sup>1)</sup>.

Hier möchte ich gleich auf einen Punkt zu sprechen kommen, der vielleicht noch zu manchem Widerspruch Anlaß geben wird. Bekanntlich haben bisher, soviel mir bekannt, mit nur wenig Ausnahmen alle Autoren die Entstehung der Querkänälehen nicht aus den Wänden der Nierengänge, sondern aus einem Blastem unbestimmter Herkunft behauptet, und zwar nicht nur bei den Teleostiern, sondern auch bei den Ganoiden. Sie sollen sich dann nachträglich mit dem Nierengänge vereinigen. Mir ist ein solches Blastem unbekannt, oder es handelt sich um angehendes „pseudolymphoides“ Gewebe sich rückbildender Teile.

Ich habe drei verschiedene Stadien abgebildet aus dem dritten Abschnitt der Niere, Querschnitte durch den Nierengang von alten Embryonen. Ich sehe vielfach an der dorsalen oder ventralen Seite des Nierenganges, dessen Wand sonst einschichtig ist, eine beginnende Zellwucherung (Fig. 26 A). Es gibt da Teilungsfiguren mancher Kerne und dann übereinander gelegen Zellkerne, die in dieser Lage wie Tochterkerne aussehen. Dann gibt es Stadien, in denen diese Wucherung ein Vorwölben an der Kanalwand verursacht (B), und endlich wird diese Vorwölbung zu einem fingerförmigen Fortsatz (C). Es sind diese Bilder so deutlich, daß ich weiter nichts hinzufügen möchte. An den Stellen, wo die Querkänälehen mit dem Nierenkanal verbunden sind, sieht man Aehnliches, nämlich sich teilende Zellkerne, doch könnte man dies auch

---

1) In dem Bindegewebe lateralwärts von der Niere sieht man fast auf jedem Schnitte jene schon vielfach auch von FELIX gesehenen großen Zellen (Fig. 24 *p*), die öfter bis in die Skelettanlage (Fig. 22 *p*) verfolgbar sind, und einmal konnte beinahe ihre Einwanderung in die Genitalfalte (Fig. 24 *gf*) festgestellt werden. Sie scheinen vom Ektoderm aus denselben Weg zu wandern, den wohl auch einstens die Skeletoblasten wanderten!



anders deuten. Durchschnittene Querkanälchen, die zwar von dem Nierengang getrennt sind, sieht man häufig, und warum sollte dann dieses Stadium (D) nicht eben ein Anwachsen vom Nierengange aus bedeuten? Man könnte aber manche Figuren FELIX', so Fig. 19 und 20, dann manches in Fig. 22, 24 und 28 (5) und die Fig. 137 (6) auch als Auswachsen oder Sprossen vom Nierengange aus auffassen. Uebrigens gibt ja FELIX für die sogenannten „fraglichen Kanälchen“ das Entstehen von der Wand des Nierenganges an. Daß aber auch manchmal auf Querschnitten Bilder sich zeigen, die aussehen, wie wenn die junge Anlage dem Nierengange sich bloß angelagert hätte, ohne mit ihm verwachsen zu sein, und wie dies FELIX (5, Fig. 21 und 29) auch richtig zeichnet, dies gebe ich gern zu, allein hier müssen die angrenzenden Schnitte sehr genau mitbetrachtet werden, wenigstens habe ich dann immer den Zusammenhang gefunden.

Jenes Stadium, in dem in der Nierenanlage viel, mehr oder weniger netzförmig angeordnetes, „pseudolymphoides“ Gewebe sich findet und aus welchen „Gitterstäben“ FELIX das Entstehen von Kanälchen erster Ordnung ableitet und dies seine Figg. 22 (5) und 140 (6) wiedergeben, bezieht sich bereits auf die Zeit „unmittelbar vor dem Ausschlüpfen“. Früher besteht gleiches Gewebe in so reicher Fülle nicht (s. meine Figg. 22—25). Es ist somit jene Genese nur scheinbar, demgegenüber meine Fig. 26 schwerwiegender sein dürfte. Auf die Anordnung der Zellkerne in der Anlage möchte ich aber nicht jenes Gewicht legen, wie FELIX, denn diese ist eine oft sehr variable, und man findet auch bei schon weit fortgeschrittenen Anlagen in der Nähe des Nierenganges jene reihenförmige Anordnung (Fig. 24 v), auf die FELIX so hohes Gewicht legt.

Ich für meinen Teil kann nach dem Mitgeteilten nur daran festhalten, daß sämtliche Querkanälchen des gesamten Nierenorganes bei der Forelle aus Knospen der Nierengangwand angelegt werden.

---

Meine nun folgende Beschreibung bezieht sich auf junge Forellen, die kurz zuvor den Dottersack verbraucht und die bleibende Knochenfischform angenommen haben. Im allgemeinen handelt es sich hier um Tierchen von 2,2--2,8 cm Länge. Ich habe dann gleich wie bei dem alten Embryo, nach Quer- und Horizontal-längsschnittserien, aber auch nach in Glyzerin aufgehellten Total-

präparaten den Holonephros in seinem derzeitigen Zustande zusammengestellt (Fig. 2). So wie früher, ist der nicht aktive Teil der Niere grau, der funktionierende Teil gelb gehalten. Vergleichen wir nun dieses Nierenorgan mit jenem der Embryonalniere (Fig. 1), so ergibt sich folgendes. Der erste Nierenabschnitt (*I*) hat an Umfang auch verhältnismäßig zugenommen, wobei der vordere breite Querteil in einen größeren hinteren Längsteil sich kontinuierlich fortsetzt. Während dann im Querteil die auch schon früher bestandenen Schlingen des Nierenganges liegen, hat sich dieser auch im hinteren Teil in zahlreiche, nun aber der Quere nach gestellte Schlingen gelegt. Die beiden Seitenteile des ersten Nierenabschnittes liegen medianwärts fest aneinander, und erst mit Beginn des zweiten Nierenabschnittes gehen die beiden Schenkel auseinander (*II*), wodurch die Grenze bezeichnet wird. Es hat somit der hintere lange Teil des ersten Nierenabschnittes auch an verhältnismäßiger Größe zugenommen, und indem dann der quere Teil, wie zuvor bei der embryonalen Niere, sowie der ganze erste Abschnitt, der in den 3 ersten postpericardialen Myomeren gelegen ist, erstreckt sich der hintere lange Teil des ersten Nierenabschnittes bei dem jungen Fischchen vom 3. bis zum 7. postpericardialen Segment. Von hier aus beginnt der zweite Nierenabschnitt. Außerlich ist er gekennzeichnet dadurch, daß die beiden seitlichen Nierenteile, die schmal und niedrig sind, weit auseinanderliegen (*II*), kaudalwärts aber sich aneinander schmiegend, einen etwa rhombenförmigen Raum zwischen sich fassend. Es erstreckt sich nun der zweite Nierenabschnitt auf 5 Segmente, vom 7. bis zum 13. Myomer. Mit der Aneinanderfügung der beiderseitigen Nierenteile beginnt zwar der dritte Abschnitt noch nicht, aber sofort darauf. Der dritte Abschnitt (*III*) ist mächtig, überall hoch, und die beiden Seitenteile liegen fest aneinander. Allmählich wird dieser Abschnitt bis zum 18. Myomer breiter, dann aber bis zu seinem Ende schmaler. Bis zum 25. Myomer sind die beiden seitlichen Nierenteile durch die seichte ventrale Längsrinne voneinander abgegrenzt, wobei sie aber ganz fest aneinander liegen; von dort an sind sie bis zum hinteren Ende völlig einheitlich. Das Ende der Niere liegt hinter der Mündung der Nierengänge und dem After, wodurch der von FELIX als Kaudalniere bezeichnete Abschnitt zustande kommt.

Bevor nun auf die inneren Zustände der Niere des jungen Tierchens eingegangen werden sollte, möge zuvor das Venensystem, das bisher nicht ausführlicher behandelt ward, erörtert

werden. Es liegen die beiden Kardinalvenen in schönem Bogen auf der ventralen Seite des Nierenorganes hinter der Pericardhöhle. Die rechtsseitige (Fig. 3 *vc.d*) ist ungemein viel weiter als die linksseitige (*vc.s*). Im quergestellten vorderen Teil des ersten Nierenabschnittes liegen sie (Fig. 30 *vc.d.vc.s*) lateralwärts, in dessen im zweiten Nierenabschnitte die rechte Kardinalvene (Fig. 31 *vc.d*) fast die ganze rechte Niere ventralwärts verdeckt, nur einen schwachen Saum davon einwärts und auswärts frei lassend. Es gibt die rechte Kardinalvene im hintersten Teil des ersten Nierenabschnittes entweder 2—3 schmalere oder einen breiten Querast nach der anderen Nierenhälfte (Fig. 3) ab, und genauestens an dieser Stelle nimmt sie die Vena coeliaca (*v.cö*) auf. Dann gibt es weiter keine Queräste mehr bis in den zweiten Nierenabschnitt, wo dann der ganze von den beiden Nieren frei gelassene Mittelraum von Querästen der rechten Kardinalvene überspannt wird. Die Zahl ist verschieden bei den einzelnen Individuen und dürfte zwischen 3—5 sich ändern. Beständig ist aber, daß diese Quergefäße je weiter schwanzwärts um so weiter an Querumfang zunehmen. Gerade an der Stelle, wo der zweite Nierenabschnitt in den dritten übergeht, befindet sich dann ein breiter Querast, während darauf dann schwanzwärts immer dichter aneinander gelegene Queräste folgen, bis die rechte Kardinalvene ganz medianwärts rückt und von nun an zwischen den beiden Nieren ihre Lage hat. So zieht sie bis etwas hinter die Stelle, wo die beiden Nierenhälften einheitlich werden, biegt dann, wie wir es von FELIX schon wissen, die Niere durchsetzend, dorsalwärts, und dann unter der Aorta gelegen (Fig. 37, 38 *vc.d*), verläuft sie dorsal von dem Nierenende in den Schwanz.

Die linke, viel schwächere Kardinalvene (Fig. 3 *vc.s*) behält eine gleiche oberflächliche Lage bis zum Beginn des dritten Nierenabschnittes, wird dann hier von Nierengewebe umwachsen, und indem sie noch zuletzt eine Verbindung mit der linken Vena azygos eingeht, hört sie an der Stelle, wo die rechte Kardinalvene die mediane Lage einnimmt, auf.

Die beiden Kardinalvenen stehen in keiner direkten Verbindung mit MALPIGHISCHEN Körperchen, sondern sammeln (?) das Blut nur von dem Kanalsystem der Niere. Das Blut aus den MALPIGHISCHEN Körperchen gelangt durch besondere Aestchen in andere Venen, nur die Muskeläste der dorsalen Rumpfmuskulatur ergießen sich, wie schon bekannt, segmental angeordnet in die Kardinalvenen (s. Textfig. 2 und Fig. 23, 24, 25).



Jene Venen, welche die Aeste aus allen MALPIGHISCHEN Körperchen aufnehmen, sind ein gleich weites Gefäßpaar, also eins auf jeder Seite (Fig. 3 *vz.d*; *vz.s*), von denen jedes lateralwärts von der Aorta und dem sympathischen Grenzstrang, aber beiden fest angelagert (Fig. 31—38 *vz*, *vz'*) aus dem Schwanze kommend, entlang der ganzen Wirbelsäule verläuft. Sie nehmen (Fig. 32, 38) Muskelvenen auf, aber auch Eingeweideäste (*vi*). Sowohl dies letztere Verhalten, als auch ihre topographische Lage erlaubt ihre Gleichstellung mit den sog. Lebervenen der Selachier, und wohl auch mit den Venae azygos der Amphibien und Reptilien. Welche Umformungen im Laufe der Phylogenese sich an ihnen einstellten, ist leicht erkenntlich, jedenfalls erklärt ihre innige Beziehung zu den Cardinales manches, so ihren kaudalen Schwund bei den Quadrupeden, doch soll hier dies nicht weiter erörtert werden. Gerechtfertigt ist die Bezeichnung Venae azygos für sie aber auch bei den Knochenfischen.

Während die Venae azygos überall, also auch von den großen Nierenkörperchen die Venenäste aufnehmen, steht die linksseitige mit dem interrenalen Venennetz der linken Niere in vielfacher Verbindung, wodurch auch eine innige Beziehung zu den beiden Cardinales hergestellt ist, und diese Beziehung der linken Vena azygos zum ganzen linken Nierenorgan erklärt die große Verminderung der linken Kardinalvene.

Gleich nach ihrem Aufstieg an die Seite der Körperaorta nimmt jede Vena azygos den Ast aus dem gleichseitigen großen Nierenkörperchen des ersten Nierenabschnittes auf (Fig. 29 *vz*), und dann in einem fort solche aus den einzelnen anderen Nierenkörperchen (Fig. 37—38). Da in einem gewissen Stadium der postembryonalen Niere die MALPIGHISCHEN Körperchen segmental lagern, sind die Venenäste auch so gestellt. Diese segmentweise Anordnung verwischt sich mit jener der Körperchen bei dem geschlechtsreifen Tiere, indem dann auch jeder Ast aus einer größeren Zahl von Nierenkörperchen Nebenäste sammelt.

Das Verhalten der linken Vena azygos zu den Kardinalvenen habe ich auf Fig. 3, selbstverständlich nur schematisch eintragen können, besonders da hier begreiflicherweise zahlreiche Varianten bestehen, und da außerdem bei Vollendung des renalen Venennetzes oben ein weitmaschiges Gefäßgeflecht in den Nieren besteht, wäre doch eine andere Wiedergabe ganz mißlich. Immerhin glaube ich, daß bei dem jungen Tiere die bildlich dargestellten Verhältnisse

der Wahrheit nahe kommen. Zuerst bestehen mit Sicherheit direkte Verbindungen zwischen Vena azygos (Fig. 32 *vz'*) und linker Kardinalvene (*vc.s*), dann zwischen ersterer und der rechten Kardinalvene (*v*). Im ersten Nierenabschnitt sind diese im kopfwärtigen Teil besonders mächtig, von da an erscheinen sie mehr als Querverbindungen; zu Beginn des dritten Nierenabschnittes vereinigen sich hinten öfter die beiden Venen, die linke Azygos und die gleichseitige Kardinalvene, wodurch letztere hier fehlt, doch kann sie sich noch eine Strecke erhalten.

Nun möge wieder auf die Bauverhältnisse des Nierenorganes eingegangen werden. Die beiden großen Nierenkörperchen liegen wie ehemals fest aneinander (Fig. 30 und Fig. 2 *NK*), und nur an ihrem hinteren Abschnitte trennt sie an einer Stelle die Arteria coeliaca (*a.cö*); nachdem diese unten angelangt und zuvor jederseits den Ast in den Glomus abgegeben hat, wendet sie sich, in der Nierenkapsel gelegen, nach rechts und gelangt erst an der rechten Kardinalvene (*vc.d*) an den Darm. Die inneren Flimmertrichter der großen Nierenkörperchen (*it*) münden am kaudalen Ende in denselben, gleich darauf in den Nierengang übergehend. An diesem haben sich die Verhältnisse insofern geändert, als der absteigende Schenkel sehr kurz ist, der Gang dann kopfwärts und darauf analwärts eine Schlinge bildet und mit einer dritten vorderen Schlinge in den absteigenden Schenkel (*s*) übergeht. Dieser ist bemerkenswert durch seine Weite. Er biegt dann am Ende des vorderen quergestellten Teiles des ersten Nierenabschnittes nach medianwärts, wo dann der Nierengang wieder enger wird, eine Anzahl, oft auf beiden Seiten ungleiche Schlingen beschreibt und in dieser Weise den hinteren Teil des ersten Nierenabschnittes durchsetzt. Selbst zu Beginn des zweiten Nierenabschnittes finden sich noch geringe Schlängelungen am Gang, dann aber verläuft er ziemlich gerade im dritten Nierenabschnitt, auch hier eine lateralwärtige Lage einnehmend. Hinten vereinigen sich die beiden Nierengänge in einen unpaaren Längenabschnitt, der später sich zu der Harnblase erweitert. Gleich neben der Mündung der beiden Nierengänge gelangt von hinten je ein kurzer Nierengang (*sg*) aus dem unpaaren Schwanzteil der Niere in die Blase. Von diesem Gange gibt FELIX an, daß er sich nur einseitig und zwar rechts fände, allein ich halte einen solchen Fall für abnorm, wenigstens fand ich die Gänge immer paarig.

Wie der Querschnitt durch den quergestellten kopfwärtigen Teil des ersten Abschnittes zeigt (Fig. 30), hat sich das Innere

des Nierenorganes hier im Verhältnis zu früher (s. Fig. 22) sehr verändert. Sowohl das große MALPIGHISCHE Körperchen, als auch die Windungen des Nierenganges sind eingehüllt in ein reiches „pseudolymphoides“ Gewebe, das sich in Stränge formt, welche untereinander durch andere Querstränge zu einem netzförmigen Balkenwerk verbunden werden. Zwischen diesen Strängen liegt ein sehr reiches weitkalibriges Venennetz und die Windungen des Nierenganges. Nur selten lassen sich noch Höhlungen in diesem Strangsystem erkennen, und an zwei Stellen liegen Bildungen, welche die Form sich rückbildender MALPIGHISCHER Körperchen verraten. So findet sich jederseits eines oberhalb des großen Körperchens (*or.nk*) und je eines lateralwärts vom Nierengang (*ur.nk*). Das erste Rudiment bezieht sich auf das erste Paar der angelegten, doch nie zur Funktion gelangenden MALPIGHISCHEN Nierenkörperchenpaare, das letztere ist wohl eines der weit nach lateralwärts verschobenen hinteren gleichen Körperchen der larvalen Niere. Von den anderen zwei Paaren ist aber keine Spur mehr zu finden, sie sind völlig in das Strangsystem aufgegangen. Bei nur wenigen Tierchen, die jetzt noch die aktiven Nierenteile des ersten Abschnittes wahren, sind die beiden rudimentären Körperchen in das Strangsystem völlig aufgegangen.

Der so gebaute, von der bereits früher vorhanden gewesenen Kapsel umhüllte erste Nierenabschnitt reicht dorsalst bis zur Aorta, unter welcher und zwischen der Niere, lateralwärts begrenzt durch den jederseitigen sympathischen Nervenstrang (*sg*), ein durch das Aneinanderlagern der beiderseitigen Nierenhälften abgegrenzter Cölonraum sich befindet. Dieser erhält sich in dieser Weise überall, wo die beiderseitigen Nierenhälften aneinander lagern (Fig. 31, 34, 35, 36), und wird nur im hintersten Abschnitt der Niere durch die rechte Kardinalvene verdrängt, die (Fig. 37, 38 *vc.d*) hier seinen Platz einnimmt.

Ein Querschnitt durch den zweiten Nierenabschnitt, gerade an seinem Beginne, wo die beiden Nierenhälften noch aneinander stoßen (Fig. 31), zeigt jederseits den Querschnitt des Nierenganges (*sug, sug'*). Auf der rechten Seite wegen der Mächtigkeit der Kardinalvene (*vc.d*) nach der rechten Seite hin verschoben, liegt er auf der linken Seite median von der schwachen Vene (*vc.s*). An den rechten Gang heften sich noch durch eine solide Brücke kurze Querkanälchen in lateralster Lage (*r'*), die, obgleich manche von ihnen noch ein Lumen besitzen, nicht mehr die regelrechte Anordnung ihrer Zellen zeigen, sondern diese haben schon



die „pseudolymphoide“ Anordnung begonnen; andere, die ihre Lichtung schon eingebüßt haben, stellen bloß einen mit dem Nierengange noch zusammenhängenden Zellenstrang dar. Sie sind segmental angeordnet, manche länger, andere kürzer, doch alle ohne Anlage eines MALPIGHISCHEN Körperchens. Diese lateralen Querkanalchen-Rudimente finden sich in gleicher Weise auch auf der rechtsseitigen Hälfte der Niere und erstrecken sich die ersten 2 Paare auch noch auf den ersten Nierenabschnitt. Auf der Abbildung der Gesamtfigur sind diese eingetragen (Fig. 2 *r'*).

Bei dem Embryo, von dem ich diese Zustände beschrieb, sind diese lateralen Querkanalchen noch nicht aufgetreten, sie haben somit einen späteren Ursprung als die dort schon gut entfalteten medianen Querkanalchen. Bezüglich dieser herrscht zwischen den beiden Nierenhälften insofern ein Unterschied, als auf der rechten sie bis auf die zwei ersten, die noch im ersten Nierenabschnitt liegen (Fig. 2 *r'*), alle in das „pseudolymphoide“ Gewebe völlig aufgegangen sind. Diese bilden dann eine einheitliche Schicht an der medianen Kante sowie an der dorsalen Seite der rechten Kardinalvene. Dagegen sind diese Kanälchen auf der linken Seite wenigstens so weit erhalten, daß ihre Form noch einigermaßen feststellbar ist (Fig. 31 *r''*). Sie sind gleichfalls segmental angeordnet, wie ihre erste Anlage war, ohne von der Anlage des MALPIGHISCHEN Körperchens noch etwas zu zeigen, diese ist vielmehr in „pseudolymphoides“ Gewebe zerfallen, das zwischen den medianen Querkanalchen-Rudimenten gelegen ist.

Es ist somit der zweite Abschnitt der Niere mit Ausnahme des Nierenganges bei der Forelle nie aktiv gewesen, obgleich die Querkanalchen sich noch anlegen.

Der dritte Nierenabschnitt hat sich mächtig entfaltet und ist tätig. In dieser Zeit läßt sich die segmentale Anordnung der Querkanalchen erkennen, dieser Zustand dauert aber nicht mehr lange. Wie ich dies auf die Figur der gesamten Niere eingetragen habe (Fig. 2 *III*), liegen jetzt die MALPIGHISCHEN Körperchen zum größten Teil lateralwärts, freilich nicht so schematisch, wie die Abbildung dies zeigt, da viele zwar lateralwärts vom Nierengange, andere aber über demselben und wieder andere innen von ihm liegen können (Fig. 34—38).

Trotz alledem ist die segmentale Anordnung der Körperchen noch nicht gestört, wie dies die Abbildung eines Horizontalschnittes vom Nierenende zeigt (Fig. 33), wo die einzelnen

Körperchen ( $nk^1 - nk^4$ ) den Muskelsegmenten (35 s—38 s) entsprechen.

Außer diesen jetzt lateralen Nierenkörperchen, die ich auch als primäre bezeichnen möchte, da sie der ersten Anlage entsprechen, finden sich noch sekundäre, aber einstweilen bloß im vierten Fünftel des dritten Abschnittes. Sie liegen medianst in einer Reihe vor der Harnblase (Fig. 2).

Was nun die Einmündung der Harnkanälchen in den Nierengang betrifft, so konnte ich mich davon überzeugen, daß dies stets dorsalwärts erfolgt (Fig. 34, 38 *sug'*) ohne Rücksicht auf die Lage der MALPIGHISCHEN Körperchen, und selbst in dem Falle, daß die Mündung lateralwärts gelegen ist (Fig. 36 *sug'*), biegt das Querkänälchen bald darauf dorsalwärts, woraus wohl auf die ursprünglich dorsale Mündung zu schließen ist, die durch andere topographische Verschiebungen, im abgebildeten Falle wohl durch die sekundäre Lage des anliegenden MALPIGHISCHEN Körperchens, bedingt wird. Immer zieht dann das beginnende Querkänälchen dorsalwärts, in den meisten Fällen in lateralster Lage, öfter aber auch, wie in einem der abgebildeten Fälle, in etwas mehr mediane Lage verdrängt.

Da man zu dieser Zeit die Harnkanälchen eine größere Länge besitzen, legen sie sich in zahlreiche Schlingen, und da nicht nur von vorhergehenden, beziehentlich darauffolgende Querkänälchen die Segmentalgrenzen überschritten werden, sondern im hinteren Drittel des dritten Nierenabschnittes selbst die sagittale Medianebene zwischen den beiderseitigen Nierenhälften (Fig. 33), so entsteht eine Verdichtung von Schlingenbildungen, wodurch es jetzt schon schwer hält, den Verlauf der einzelnen Querkänälchen mit der wünschenswerten Klarheit festzustellen. Isolierungen, noch dazu bei den kleinen Tierchen, sind unmöglich. Immerhin habe ich versucht, nach Querschnittserien den Verlauf der Harnkanälchen festzustellen, und da ich in mehr als 50 Fällen — dabei kommen dickere Querschnittserien der Erkenntnis sehr zugute — fast immer dasselbe Ergebnis erzielte, so wage ich die Rekonstruktion vorzulegen.

Auf Fig. 34 wurde rechts der Verlauf eines so rekonstruierten Querkänälchens wiedergegeben, wobei die linke Seite von einer der vier Querschnitte den Grad der Zuverlässigkeit der Rekonstruktion beurteilen läßt. Es rührt diese Stelle aus der vorderen Hälfte des vierten Nierenabschnittes her. Hier (Fig. 34, 35, 36) greifen die Querkänälchen der einen Seitenhälfte medianst nicht

auf die der anderen Seite über, und stets liegt dabei das aktive Nierengewebe nur dorsal von der rechten Kardinalvene (*ve.d*). Es zieht hier das in den Nierengang mündende Ende des Harnkanälchens (Fig. 34 rechts) dorsalwärts, beschreibt nach unten biegend eine Schlinge und gelangt dann ventralst, um dort in einen aufwärts und nach medianst ziehenden Schenkel (*s'*) überzugehen. Dieser Schenkel ist bezeichnend für die beiden ersten Drittel des dritten Nierenabschnittes und wird bei jedem der Harnkanälchen ziemlich genau eingehalten. Ich bezeichne darum die Schlinge, die dieser aufsteigende Schenkel nach seiner Umbiegung an der Sagittalebene beschreibt, als *Medianschlinge*. Der absteigende Schenkel der Schlinge beschreibt alsbald eine weitere Schlinge, worauf eine zweite und dritte Schlinge folgen. Diese Stelle aber ist an den einzelnen Harnkanälchen die veränderlichste. Bisher war das Harnkanälchen, wenn auch nicht überall gleich weit — ich glaube, hierin besteht weitgehende Veränderlichkeit — so doch von ganz gleichem Bau. Alle Windungen hatten den gleichen Bau wie der Nierengang (Fig. 27 *sug*) und bestanden aus hochkubischen (*g*) oder niedrigzylindrischen, hellen bezeichnenden Nierenzellen mit hellem Protoplasma, mit Stiftchensaum und großem hellen Kern. Vor dem Uebergang in das MALPIGHISCHEN Körperchen verengt sich das Harnkanälchen, und dann mehrere, oft viele Schlingen bildend (Fig. 34 *Ig*), geht es in den noch nicht mit Wimperbesatz versehenen, beim geschlechtsreifen Tiere aber einen solchen besitzenden, inneren Trichter über. Die Wände dieses engeren Kanalabschnittes wie auch des Trichters unterscheiden sich deutlich von jenem des Harnkanälchens, indem sie aus sich stark färbenden, schmäleren und vielleicht auch etwas niedrigeren Epithelien bestehen, die durch ihre langen chromatinreichen, den größten Teil des Zellkörpers einnehmenden Zellkerne auffallen (Fig. 27 *Ig*). Dadurch sind die Windungen dieses Kanalabschnittes auf den Querschnitten sofort deutlich zu erkennen. Ich habe sie auf den Abbildungen der Querschnitte mit dicken Strichen schraffiert.

Es besteht dieser Bau des Endstückes vom Harnkanälchen nur so lange, bis die aktive Niere sich völlig entfaltet hat, beim geschlechtsreifen Tiere wird es anders. Da ich nun an diesen Endstück vielfach beim jungen Tierchen kurze Knospen (Fig. 28 *sk*), fast immer hart am MALPIGHISCHEN Körperchen, oder auch schon etwas längere sekundäre Kanälchen gefunden habe, so verlege ich nicht nur das Wachstum des Harnkanälchens,



sondern auch die Bildung der sekundären Kanälchen oder der Astkanäle auf diesen Abschnitt des primären Harnkanälchens<sup>1)</sup>.

Die Lage dieses Endabschnittes richtet sich nach der des MALPIGHISCHEN Körperchens; liegt dies lateral (Fig. 34 *nk*), so liegt der Knäuel (*Ig*) auch so; liegt ersteres medial oder dorsal vom Nierengang, so liegt der Knäuel entweder dorsomedial (Fig. 35 *Ig*) oder dorsoventral (Fig. 36 *Ig*), doch wie aus Längsschnitten ersichtlich ist, kann das MALPIGHISCHE Körperchen von ihm auch vielfach umgeben werden (Fig. 33 mit schwarz).

Noch einmal erwähnen möchte ich hier die Gefäßversorgung der MALPIGHISCHEN Körperchen. Sie läßt sich auf Querschnitten öfter bis zum Abgang der Gefäßäste vom Hauptgefäß beobachten, und ich habe dies so, wie ich es sah, eingetragen (Fig. 34—38 rot und blau). Stets laufen die beiden Gefäßäste fest nebeneinander gelegen senkrecht zum MALPIGHISCHEN Körperchen von der Aorta bzw. der gleichseitigen Vena azygos.

Vergeblich habe ich bei dem beschriebenen jungen Fischchen nach dem embryonalen (dort großen) MALPIGHISCHEN Körperchen, zwischen dem zweiten und dritten Abschnitt gefahndet, auch ein Rudiment an gleicher Stelle war nicht zu finden, und es bleibt somit für dasselbe nur die Annahme übrig, daß es, im Wachstum einhaltend, sich in die Reihe der später entstandenen eingestellt hat.

Was die medianen MALPIGHISCHEN Körperchen am unpaaren Abschnitt von der Harnblase betrifft, so konnte ich in einem Falle feststellen, daß der Gang vom primären Harnkanälchen weit oben abging und daß somit diese Körperchen durch Sprossung aus dem primären Harnkanälchen in der oben angegebenen Weise entstanden. Der Gang im beobachteten Falle war eben noch lang genug, um bis zur Mitte zu reichen.

Das unpaare kaudale Ende der Niere, von der Mündung der kopfwärtigen Nierengänge gerechnet, umfaßt 4 Paar Harnkanälchen mit ebensoviel lateral gelegenen MALPIGHISCHEN Körperchen (Fig. 33); mediane solcher fehlen hier. Das letzte im 38. Muskelsegmentpaare gelegene Nierensegment ist rudimentär, und obgleich ein schon etwas geschrumpftes Körperchen (*nk'*) ihm noch zukommt, besteht es nur aus „pseudolymphoidem“ Gewebe.

1) Die Bezeichnung primär und sekundär wäre hier dann in anderem Sinne gebraucht als bei FELIX.

Bezüglich eines Punktes unterscheidet sich der hinterste Nierenabschnitt vom vorhergehenden, und zwar bezüglich der Windungen der Harnkanälchen. Das in den Nierengang mündende aufsteigende Ende des Harnkanälchens biegt entweder ohne Schlingenbildung in den aufsteigenden Schenkel der Medianschlinge über (Fig. 38 *s'*), wenn die Medianschlinge eine dorsal horizontale Lage einnimmt, oder es biegt nach lateralem Verlaufe nach ventralwärts (Textfig. 10 *s'*), und liegt dann die Schlinge nach beschriebener Biegung in ventral horizontaler Lage (*s''*). Jedesmal aber greift die Medianschlinge auf die anderseitige Nierenhälfte über und biegt erst dort um (Fig. 38). Vielfach liegen dann die beiderseitigen Schlingen eines Segmentpaares übereinander (Fig. 37 *s'*, *s''*). Aber auch die anderen Schlingen, mit Ausnahme jener des engen Endstückes am MALPIGHISCHEN Körper, können dies tun.

Außer dem aktiven Nierengewebe, dem Venennetz (blau) und einigem Bindegewebe mit Lymphspalten werden die anderen Zwischenräume des dritten Nierenabschnittes von reichlichem „pseudolymphoidem“ Gewebe ausgefüllt. Dieses ist entweder ein durchaus gleichmäßig verteiltes im hinteren Drittel (auf den Figg. 36—38 fein punktiert), oder es zeigen sich an einzelnen Stellen in ihm noch Rudimente von MALPIGHISCHEN Körperchenanlagen und Kanälchen. Dann wird das ganze Nierenorgan also erster, zweiter und dritter Abschnitt durch eine einheitliche, aus einer platten Zellenlage bestehende, dünne Hülle, die Nierenkapsel, umhüllt. Jene Rudimente sind von zweierlei Art, entweder ventrale Stränge, die quer gelegen (Fig. 34, 35 *r*) sind und stellenweise sogar Lichtungen noch aufweisen, oder Verdichtungen an den ventralen Kanten des Nierenorganes (*rnk*, *rnk'*); letztere sind wohl Rudimente angelegter MALPIGHISCHER Körperchen. Oft senden erstere Strangfortsätze nach oben, die sich allmählich im „pseudolymphoiden“ Gewebe verlieren, aber auch sonst erscheinen diese Rudimente jenem Gewebe völlig gleich, nur etwas besser umgrenzt. Zweifellos handelt es sich in diesen Gebilden um jene ventralen, weiter oben beschriebenen Anlagen, die schon bei älteren Embryonen zu degenerieren begannen.

Fassen wir nun das zusammen, was hier über das Nierenorgan des jungen Teleostiers zu dem bereits Bekannten ermittelt wurde, so ergibt sich folgendes. Der erste Abschnitt des Nierenorganes hat an Mächtigkeit auch verhältnismäßig zugenommen, wobei dies nicht nur durch eine Zunahme von Windungen an dem Nierengang erreicht ward, sondern dieser vorderste Nieren-

abschnitt sich nun auch auf mehr Segmente als ehemals erstreckt. Dabei sind nicht nur jene 4 Paar Kanälchenanlagen samt den Anlagen der MALPIGHISCHEN Körperchen, die schon als solche bei der Embryonalniere vorhanden waren, zugunsten des „pseudolymphoiden“ Gewebes, das eine mächtige Ausdehnung erreicht hat, verbraucht worden, sondern es zeigen sich auch zwei weitere Paare von segmentalen Kanälchenanlagen, mediane und laterale, die jedoch, ohne es zur Körperchenbildung gebracht zu haben, der Degeneration schon anheimgefallen sind. Diese Querkanälchenpaare in gleicher Anordnung und Rückbildungsstadium zeigen sich auch im zweiten Nierenabschnitt, so daß eine Funktion dieses bei *Salmo* nie stattgefunden haben kann. Demgegenüber ist das ganze vordere Ende des Nierenganges sowie das große Nierenkörperchen noch in unveränderter Tätigkeit. Der dritte Nierenabschnitt hat sich mächtig entfaltet, ohne noch den segmentalen Bau eingebüßt zu haben. Es besitzt laterale Kanälchen samt den MALPIGHISCHEN, segmental angeordneten Körperchen, aber zum Teil auch solche, die sekundär aus diesen durch Knospung entstanden sind. Erstere sind die Abkömmlinge der dorsal angelegten, den lateralen Kanälchen der vorhergehenden Abschnitte gleichen Anlagen, indessen die medianen Querkanälchen auch in dem dritten Nierenabschnitt zugunsten des segmentalen „pseudolymphoiden“ Gewebes sich rückgebildet haben.

Damit ist das höchste Stadium der larvalen Teleostierniere erreicht, und von nun an beginnt mit der mächtigen Entfaltung des dritten Nierenabschnittes, die vollständige Rückbildung der beiden ersten Abschnitte. Ersteres bedingt das letztere, und damit wird bald die bleibende Teleostierniere erreicht.

Mit der Einschnürung der Arterien des großen MALPIGHISCHEN Körperchens wird, wie FELIX sagt, der Rückbildungsprozeß des ersten Nierenabschnittes eingeleitet. Ich kenne nur das Ergebnis bei geschlechtsreifen Tieren. Bei diesen ist das ganze große MALPIGHISCHE Körperchen mit Einbüßung seiner Form in das „pseudolymphoide“ Gewebe völlig aufgegangen, mit ihm auch die noch vorhanden gewesenen jederseits 2 Paar Querkanälchen und



ebenso alle jene im zweiten Abschnitt. Am längsten erhält sich jedenfalls der Nierengang bis zum zweiten Abschnitt, denn er ist auch jetzt als heller solider Strang in dem stark mit Alaunkarmin sich färbenden, ganz dichten „pseudolymphoiden“ Gewebe eingebettet zu sehen. Wie das noch für andere Teleostier beschrieben werden soll, besteht er aus fest aneinander liegenden hellen Zellen, und um den Strang herum ist die zellöse frühere Tunica propria noch gut erhalten. Bei manchen Tieren kann man den Gang lateral von den Kardinalvenen an Glyzerinpräparaten noch durchsimmern sehen an dem zweiten Nierenabschnitt (Fig. 5).

Bei dem geschlechtsreifen Tier sowohl bei *Salmo irideus* als auch bei *S. fario* besteht der erste, nun völlig rudimentäre Nierenabschnitt (*I*), zwar noch verhältnismäßig verkleinert, aber immer noch aus den ansehnlichen Querstücken, welche ganz fest aneinander lagern und wie miteinander verschmolzen erscheinen. Diese werden ventralst von den beiden Kardinalvenen (*vc.d*; *vc.s*) durchbohrt, die dann am gleichfalls völlig rudimentären zweiten Abschnitt (*II*) ventralst wieder zum Vorschein kommen. Von diesem Abschnitt wurde offenbar wieder ein Teil in den ersten Nierenabschnitt aufgenommen, wenigstens berühren sich die inneren Ränder der beiderseitigen Hälften gleich von Anfang an nicht, sondern beide liegen weit auseinander.

Die rechte Kardinalvene ist auch jetzt viel mächtiger als die linke, die Querverbindungen, ventral oberflächlich gelegen, gehen direkt in die Aeste der anderen Kardinalvene über. Dann gelangt die rechte Kardinalvene im dritten, dem aktiven Nierenabschnitt (*III*) wie vorher median zwischen die beiden Nierenhälften zu liegen. Die eben beschriebenen Verhältnisse sind nicht bei allen Individuen so, obgleich dies zumeist zutrifft. Bei einer großen Bachforelle<sup>1)</sup> war, bei gleichbleibenden Verhältnissen des queren Teiles am ersten Abschnitte (Fig. 4), der zweite Abschnitt länger (*II*), und waren die inneren Ränder der beiderseitigen Hälften fast bis zur Berührung einander genähert; auch waren sie länger als sonst. Auf der linken Seite war das Ende der Kardinalvene im Nierengewebe versunken, und die Queräste reichten noch bis in den dritten Nierenabschnitt hinein.

Der dritte Nierenabschnitt (Fig. 5 *III*) war zwar verhältnis-

1) Ob diese wegen der Größe auch älter als die kleineren war, vermag ich nicht anzugeben, da bekanntlich das Wachstum der Forelle sehr ungleich ist.

mäßig schmaler als beim jungen Tierchen (Fig. 2), doch ungemein viel länger und höher. HYRTL (11, Taf. IX, Fig. 2) bekannte, vielfach wiedergegebene Abbildung der Niere der Bachforelle vergegenwärtigt die Verhältnisse nicht richtig, da die Breite überall übertrieben ist; auch sind einige andere äußere Verhältnisse nicht zutreffend.

Es zeigt der ganze dritte Abschnitt des Nierenorganes, der einzige nun aktive Teil, ventralwärts entlang bis etwa zum dritten Drittel eine Aushöhlung, ganz entsprechend der Form der Schwimmblase, die in diese Mulde hineinpaßt und sie veranlaßt hat. Die links teilweise von Nierengewebe verdeckte, sonst aber ventralst freigelassene rechte Kardinalvene versenkt sich vor dem Ende jener Mulde schon in das Nierengewebe. Sie durchzieht es und gelangt dann dorsal von der Niere zu liegen. Mit diesem Durchbruch des Blutgefäßes ist dann auch genau jene Stelle bezeichnet, von der an bei der Niere des jungen, larvalen Tieres das unpaare hinterste Ende des dritten Nierenabschnittes begann. Vergleichend mit diesen Zuständen (Fig. 2, 3) die völlig entwickelten (Fig. 5), erkennen wir denn auch, daß dieser hinterste Nierenabschnitt sich besonders stark der Länge nach entfaltet hat.

Die beiden Nierengänge sind jederseits so in das Nierengewebe gehüllt, daß sie äußerlich nur stellenweise (*sug*) zu sehen sind und erst ganz kurz vor ihrer Mündung in die erweiterte Harnblase wiedererscheinen. An dieser Stelle ist das unpaare hintere Nierenende in zwei Zapfen ausgezogen, und fehlt dann der kaudalste Abschnitt scheinbar. Tatsächlich aber liegt er als kurzer, ganz rudimentärer Fortsatz über der Harnblase. Bei verschiedenen Individuen ist dieses rudimentäre, einem Interrenalkörper der Selachier gleichzustellende Endstück verschieden groß, und ich weiß nicht anzugeben, ob etwa noch etwas mehr in dies Rudiment aufgegangen ist, als bei dem jungen Tierchen.

In dem dritten, nur allein aktiven Teil der meisten Teleostierfischen hat eine ungemeine Wucherung von aktivem Nierengewebe stattgefunden, was ich in dem Satze zusammenfassen will: die begonnene Sprossung an den Querkanälchen hat sich in der Weise gesteigert, daß aus jedem Querkanälchen ein Sammelgang mit zahlreichen sekundären Kanälchen wurde, von denen jedes mit einem MALPIGHISCHEN Körperchen endet.

Dies kann für alle von mir untersuchten Knochenfische gemeinsam erörtert werden. An einem Querschnitt durch die aktive

Niere von *Gasterosteus* (Textfig. 3) und einem isolierten Lappchen von *Gobio* (Textfig. 4) wollen wir diese Verhältnisse erläutern. Bei allen Formen der untersuchten Knochenfische entfaltet sich die aktive Niere oder der dritte Abschnitt der Höhe nach, und obgleich nun mit dieser Entfaltung die Vermehrung der MALPIGHischen Körperchen gleichen Schritt hält und damit wieder die Verästelung des Harnkanälchens verbunden ist, was dann besonders bei

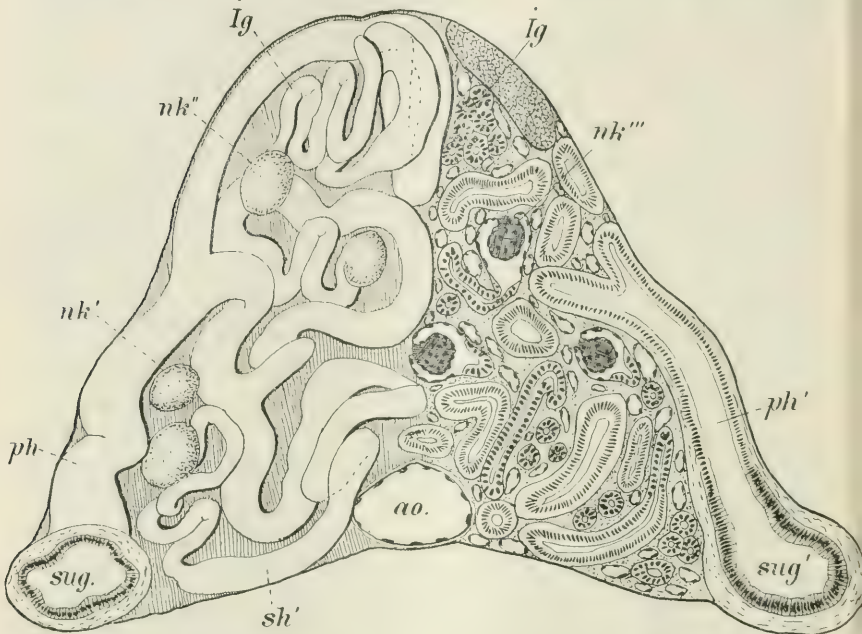


Fig. 3. *Gasterosteus pungitus*. Querschnitt durch den dritten Nierenabschnitt. Links ein Sammelgang mit den Sekundärgängen. Nach mehreren aufeinander folgenden Querschnitten kombiniert.

den Cyprinoiden zu einer riesigen Verdichtung des Nierengewebes führt, so läßt sich, eben mit dieser Ausnahme, bei den anderen, so bei *Salmo*, *Esox*, *Lucioperca* und selbst bei *Gasterosteus* die ursprüngliche segmentale Anlage auf Schnitten annähernd feststellen. Dies beruht auf dem einheitlichen Erhaltensein des Mündungsendes des primären Harnkanälchens, welches nun als Sammelrohr für andere aus dem primären Harnkanälchen abgezwigte sekundäre Harnkanälchen, die im MALPIGHischen Körperchen endigen, dient. Als sekundäre Harnkanälchen können wir aber nur die beiden ersten Gabeläste bezeichnen, und es ist nur ein vorübergehendes Jugendstadium, wenn diese jedes für sich mit einem MALPIGH-



schen Körperchen enden. Später teilen sich auch diese beiden sekundären Kanälchen, und es entstehen tertiäre und durch deren Gabelung quartäre Kanälchen. Bis hierher kommt es bei den angeführten Formen; viel weiter bei den Cyprinoiden führt diese Teilung, doch wie weit, vermag ich nicht anzugeben. Es würde dann ein Primärkanälchen wie ein dichotomisch verzweigter Baum zu denken sein, dessen Endästen je eine runde Beere aufsitzt. Bei den geringen Raumverhältnissen verwickeln sich aber, wie selbstverständlich, aufeinander folgende Abschnitte bis zur vollen Unkenntlichkeit.

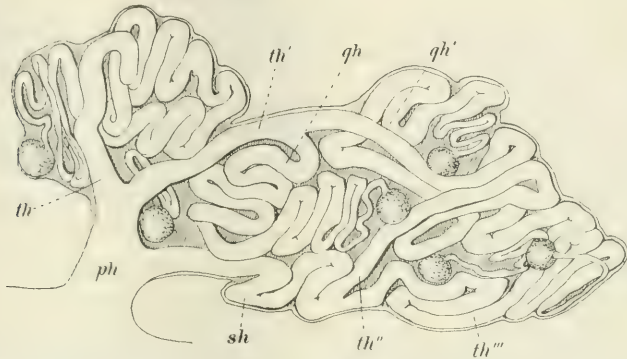


Fig. 4. *Gobio fluviatilis*. Ein Nierenläppchen des breitesten Nierenabschnittes. (Nach einem Glycerinpräparat.)

Ein Querschnitt durch die aktive Niere von *Gasterosteus* (Textfig. 3) zeigt ventrolateral jederzeit den Nierengang (*sug*), in den je ein primäres laterodorsal nach oben ziehendes Kanälchen oder das Sammelrohr mündet (*ph'*). Auf der rechten Seite wurde nach mehreren Querschnitten (sechs), von denen links einer abgebildet ist, rekonstruiert. Es gabelt sich danach das Sammelrohr etwa in der Mitte der Nierenhöhe in die sekundären Aeste, wobei vom ventralen festgestellt werden konnte, daß es wieder in zwei Nebenäste (*st*) sich teilte, die beide mit je einem Nierenkörperchen (*nk*) endigten, wobei zuvor der Kanal sich zum Endgang (*Ig*) verengte. Von dem oberen sekundären Kanälchen konnte das nicht ermittelt werden, wie denn auch die Zugehörigkeit eines MALPIGHISCHEN Körperchens (*nk'*) ungewiß blieb. So viel konnte aber ermittelt werden, daß die Gabelung der sekundären Harnkanälchen, wenn bei *Gasterosteus* auch nicht ausgeschlossen, doch nicht die allgemeine Regel ist. Allerdings läßt sich da nur im allgemeinen etwas feststellen, im speziellen aber nichts Bestimmtes

ermitteln. Nur bei *Gobio fluviatilis* bietet sich hier eine gute Gelegenheit an den lockeren Einzellappen des vorkaudalen Nierenabschnittes (s. Fig. 13). Ich habe dann solche Lappen abgetrennt und gefärbt oder ungefärbt in Glycerin aufgeheilt.

Nach so einem Präparat ist die Abbildung auf Textfig. 4 entworfen. Es besaß das ganze Läppchen, soviel ich mit Sicherheit erkennen konnte, 6 MALPIGHISCHE Körperchen, wobei der Lappen in ein kopfwartiges und ein größeres kaudalwärtiges Nebenläppchen zerfiel. Zwei der MALPIGHISCHEN Körperchen gehörten ersterem, 4 letzterem an. Das primäre Harnkanälchen, der Sammelgang (*ph*) war nur sehr kurz und gabelte sich sofort in zwei sekundäre Kanälchen, von denen das obere bald darauf in zwei tertiäre Kanälchen (*th*, *th'*) sich spaltete. Das vordere dieser bildete mit seinen reichlichen Windungen das vordere Läppchen, doch konnte ich nicht feststellen, ob es sich in quartäre Kanälchen gabelte, denn die Zugehörigkeit eines MALPIGHISCHEN Körperchens zwischen den beiden sekundären Kanälchen konnte ich nicht ermitteln. Das andere tertiäre Kanälchen (*th'*) gelangte in das hintere Nebenläppchen und spaltete sich dort in zwei Quartärkanälchen (*qh*, *qh'*) die, wie immer zum Schlusse in ein feines Kanallengstück auslaufend, je mit einem MALPIGHISCHEN Körperchen endigten. Das zweite Sekundärkanälchen (*sh*) spaltete sich im hinteren Nebenläppchen in zwei Tertiärkanälchen (*th''*, *th'''*).

Bezüglich der histologischen Verhältnisse habe ich nur wenig mitzuteilen, da ich ausführlicher und mit verschiedenen Tinktionsverfahren mich darauf nicht eingelassen habe, was doch dazu erforderlich ist.

Was zunächst den Nierengang betrifft, so habe ich mitzuteilen, daß derselbe bei jungen Tieren nur eine dünne einschichtige Tunica aufweist, wie ich dies von der Forelle (Fig. 27 *sug*) und von jungen Schleien her weiß, und daß dann die dünne, aus Plattenzellen gebildete Umhüllung erst bei älteren Tieren mehrschichtig wird (Textfig. 5 A), bei der Forelle aber stets dünn bleibt. Anders bei *Gasterosteus*, den Cyprinoiden u. a., wo er sich zu einer dicken Kreislage entfaltet (Textfig. 3, 5 B). Auch bezüglich der epithelialen Bekleidung herrschen Verschiedenheiten. Bei der jungen Forelle war, wie wir schon gesehen haben, die Auskleidung des Nierenganges ein hochkubisches bis niedrig-zylindrisches, charakteristisches Nierenepithel mit Stäbchenbesatz (Fig. 27), das als solches sich auch in dem Harnkanälchen vorfand. Andere Zellen habe ich nicht beobachtet. Bei dem er-

wachsenen Tiere ändert sich dies insofern, als im Nierengang das Epithel hochzylindrisch wird (Textfig. 5 A) und man zwischen diesen charakteristischen Nierenzellen mit Stäbchenbesatz auch andere Epithelien eingestreut vorfindet, die schmaler sind, einen etwas stärker tingierten Zelleib besitzen, dem der Stäbchenbesatz immer abgeht. Was diese Zellen ( $z$ ) den anderen Epithelien gegenüber aber sehr hervorhebt, ist ihr langer, zusammengedrückter,

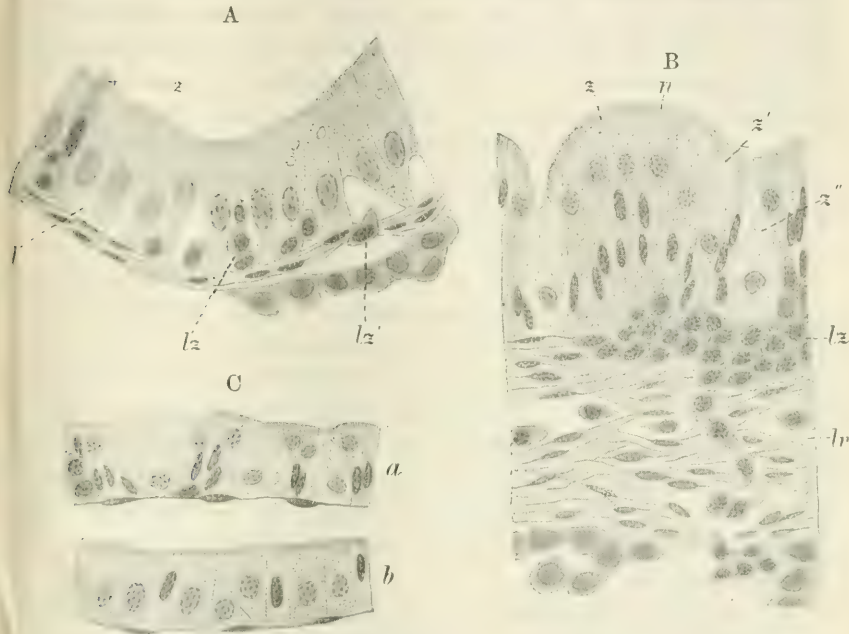


Fig. 5. Schnitte, bei starker Vergrößerung gezeichnet, A durch den Nierengang einer erwachsenen *Salmo fario*, B dasselbe von *Leuciscus erythrophthalmus* und C solche vom letzteren Tiere, a vom Sammelgang, b von einem sekundären Harnkanälchen.  $z$  verbrauchte Zelle;  $n$  aktive Nierenzelle;  $z'$ ,  $z''$  helle Zellen;  $l$  Lymphraum im Epithel;  $lz$  solcher in der Faserlage;  $lz'$  Lymphzellen.

stark chromophiler Zellkern. Oefter habe ich gesehen, daß solche Zellen über die innere Oberfläche der Epithellage hervorragen, und nach alledem erblicke ich in diesen Zellen bloß verbrauchte, abzustoßende Elemente des gewöhnlichen Nierenepithels.

Anders verhält es sich bei den Cyprinoiden u. a. Dadurch, daß im Nierengang zwischen breiteren Streifen hochzylindrischen Epithels schmalere, niedrigere Streifen sich einschieben, entsteht eine gestreifte Oberfläche, gewissermaßen eine Flächenvergrößerung (Textfig. 5 B). Die Hauptmasse der hochzylindrischen Epithellage



besteht aus typischen Nierenzellen ( $n$ ) mit Stäbchensaum, zwischen denen jene Zellen einlagern ( $z$ ), die wir bei der Forelle als verbrauchte ansahen. Außer diesen finden sich noch große helle und breite Epithelien ( $z''$ ), die sich öfter oben flaschenhalsförmig verengen und sowohl dadurch als auch durch ihren hellen Zellleib, sowie den basalständigen, mehr oder weniger mit geschrumpften Zellkern an Einzeldrüsenzellen des Integumentes erinnern. Sie liegen öfter in den Rinnen, aber auch sonst findet man sie. Ob sie freilich Zellen eigener Art sind, wage ich nicht zu behaupten, da es auch Zellen gibt ( $z'$ ), die allem Anschein nach Nierenzellen der allgemeinen Art sind, doch in ihrer oberen Hälfte ähnlich umgewandelt erscheinen wie diese hellen Zellen. Vielleicht handelt es sich um einen Ablebungsprozeß der gewöhnlichen Nierenzelle ( $n$ ), die durch jene halbveränderten Zellen ( $z'$ ) hinüberführen zu den hellen ( $z''$ ), die dann ihrerseits wieder zusammenschrumpfen zu den abzustoßenden ( $z$ ). Ich habe diese großen hellen Zellen, nun der niedrigen Form der Zellen im Epithel angepaßt, auch in den Sekundärkanälchen gefunden, auf die die dicke Kreisfaserschicht des Nierenganges nicht übergreift ( $C, a$ ), wie denn hier sich auch die abzustoßenden Elemente vorfinden, allein jene Uebergangszellen vermisste ich hier oder habe sie möglicherweise übersehen. Weniger dies, als der Umstand macht mich in obiger Annahme unsicher, daß die tertiären und quartären Kanälchen ( $b$ ) zwar die überlebten Zellen besitzen, die hellen aber nicht.

Nie finden sich Faltungen oder etwa Ausbuchtungen an dem Nierengange der von mir untersuchten Teleostier, wie diese GUITEL an dem Nierengange der Gobioesociden nachgewiesen hat.

Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, daß allem Anschein nach der dünne, an das MALPIGHISCHE Körperchen anstoßende Endgang, wenn auch nicht das embryonale stark chromophile Epithel der Jugendformen, doch ein anderes Epithel als die übrigen Gänge besitzen dürfte. Außerlich freilich ist dies nicht leicht zu unterscheiden, sondern erst auf die chemische Reaktion mit anderen Tinktionsmitteln als das von mir verwendete Alaunkarmin.

Bei *Salmo*, aber auch sonst, erkennt man am basalen Ende der Epithelien des Nierenganges, daß die Zellenränder nicht immer aneinander stoßen, sondern daß zwischen ihnen Lücken übrig bleiben (Textfig. 5 A I). Es sind diese Lücken entweder leer, oder es finden sich in ihnen Lymphzellen ( $lz$ ), die die Lücke oft ganz

ausfüllen. Ob diese Lymphräume beständige Bildungen sind oder jedesmal durch die einwandernden Zellen gebildet werden, weiß ich nicht — manche sind, wie gesagt, auch leer — bestimmt sah ich jedoch Verbindungen zwischen ihnen und Lymphräumen durch die dünne Randschicht hindurch, und dann fanden sich in jenen Oeffnungen Lymphzellen (*lz'*). Bei anderen Teleostiern mit dickerer Kreisschichte um den Nierengang herum (B) fanden sich größere und kleinere Lymphräume auch in der Kreisschichte (*lr*), und diese standen wieder in Verbindung mit Lymphräumen in der Niere. In manchen Fällen sind dann die subepithelialen Lymphräume vollständig vollgepfropft mit Lymphzellen (*lz*), deren jedesmal angebahnter Weg durch andere kenntlich gemacht ist.

Es spricht dies sehr für die lebhafte Tätigkeit des Nierenganges.

## B. Aeußere Nierenverhältnisse anderer Knochenfische.

Eine zweite Nierenform, die bei dem geschlechtsreifen Tiere an jene von *Salmo* erinnert, findet sich bei *Esox lucius*. Der erste Nierenabschnitt (Fig. 6 I), von etwas abgerundeter, dreieckiger Form, doch hierin veränderlich bei den einzelnen Tieren, ist ungemein viel kleiner als bei *Salmo*, zeigt aber am inneren Rande der Form nach das große MALPIGHISCHE Körperchen. Die beiden ersten Abschnitte, wie die ganze vordere Nierenhälfte liegen weit auseinander, zwischen sich die Wirbelsäule und Aorta fassend. HYRTLS Angabe, daß sie untereinander verwachsen wären, ist somit unrichtig. Gefäße besitzt das völlig rudimentäre große Nierenkörperchen keine mehr. Es liegt der erste Nierenabschnitt, nach hinten durch eine Querrinne abgegrenzt, fest dem folgenden Nierenabschnitt an und ist mit ihm eng verwachsen (Fig. 39). Er wird durch die betreffende Kardinalvene durchsetzt, und diese gelangt dann ventralwärts an den inneren Rand des darauf folgenden Nierenabschnittes. Die rechte Kardinalvene ist mächtiger als die linke; irgendwelche Querverbindungen bestehen zwischen den beiden nirgends entlang dem zweiten Nierenabschnitt (Fig. 6 II), und es gelangt dann in medianer, äußerlich nicht mehr sichtbarer Lage die rechte Kardinalvene auf den dritten Nierenabschnitt (III), gleich wie bei *Salmo*. Der zweite Nierenabschnitt ist schmal, rechts anfangs breiter als der linksseitige, beim Uebergang in den dritten Abschnitt aber schmaler als dieser, doch

ziemlich einheitlich. Die linksseitige Hälfte ist lobulös. Es ist der zweite Nierenabschnitt auffallend lang und macht beinahe die Hälfte des ganzen Nierenorganes aus; wenig kürzer erscheint er indessen bei manchen Tieren.

Sowohl der erste, als auch der zweite Nierenabschnitt sind bei dem geschlechtsreifen Tiere völlig rudimentär (Fig. 39). Sie bestehen aus dicht beisammen gelagerten „pseudolymphoiden“ Zellen, mit Venenästen von der Kardinalvene und links von der betreffenden V. azygos aus. In diesem Gewebe finden sich keine Andeutungen von früheren Querkänälen, doch sind die Zellen, freilich in sehr dicht beisammenliegenden, strangförmigen Gruppen geordnet wie überall. In diesem durchaus dichten Gewebe, das sich sehr stark färbt, fallen Inseln solider heller Zellgruppen auf. Es sind dies die Ueberreste des Nierenganges (*sug*), denn das Rudiment des großen MALPIGHISCHEN Körperchens besteht aus „pseudolymphoidem“ Gewebe. Das Rudiment des Nierenganges, ein zusammenhängender, sich windender Zellstrang, besteht, wie gesagt, aus hellen, fest zusammenliegenden, gut begrenzten Zellen mit chromophilem Kern. Um den Zellstrang erhält sich noch die zellöse Propria. Wie bei *Salmo* stößt auch hier der rudimentäre vordere Teil des Nierenganges fest an den hinteren funktionierenden an der Grenze des zweiten und dritten Abschnittes und scheint mit ihm sogar noch verwachsen.

Der dritte funktionierende Nierenabschnitt (*III*) ist nicht breit, doch hoch, und die beiden Hälften liegen ganz fest aneinander, ohne daß die Längsfurche verwischt wäre. Im üppigen Nierengewebe tief eingebettet, verlaufen nicht nur die Nierengänge, sondern auch die rechte Kardinalvene. Erst am hinteren Ende der sich bis zum Schlusse paarig verhaltenden Nieren kommen die Nierengänge zum Vorschein, um in eine mit Coecum versehene Harnblase zu münden. Die sogenannte Kaudalnieren, jetzt bloß noch Postrenalkörper, ist völlig abgeschnürt von dem hinteren Nierenende.

In dem rudimentären ersten und zweiten Nierenabschnitt findet sich ein schwarzes Pigment in ziemlich gleich weit voneinander entlegenen, ganz runden Haufen (Fig. 39). Rudimentären MALPIGHISCHEN Körperchen werden sie doch wohl nicht entsprechen.

Zu den gleichen Teleostiernieren, die ich die opisthotypen nenne, gehört auch die Niere von *Lucioperca sandra*. Diese Niere



ist durch HYRTL auch beschrieben worden. Er zeichnet den zweiten Abschnitt, den er vom dritten nicht unterscheidet, mit diesem gleich breit. Auch die Form des ersten Abschnittes gelangt unrichtig zur Darstellung und Beschreibung. In mancher Beziehung gleicht dieses Nierenorgan mehr jenem von *Salmo*, in anderen Punkten aber dem von *Esox*. Der riesige erste Abschnitt (Fig. 15 I) erinnert an ersteren, die Entfernung beider voneinander an den Zander. Es besitzt der erste Abschnitt ähnlich wie bei *Salmo* einen Querlappen, der aber viel breiter ist als dort. Das Rudiment des ganzen MALPIGHISCHEN Körperchens ist deutlich, und die jederseitige gleich mächtige Kardinalvene<sup>1)</sup> wird von dem dorsalen und ventralen Lappenrand eingehüllt, die medialwärts miteinander nicht verwachsen. In dieser Lage zieht von oben dann die auf beiden Seiten gleich starke Kardinalvene nach hinten, um dann, an der medianen Seite des zweiten Nierenabschnittes (II) entlang ziehend, den dritten Nierenabschnitt (III) zu erreichen und in gleicher Lage an diesem noch eine Strecke weiterzuziehen, dabei sich dann in dessen Gewebe versenkend.

Der zweite, kontinuierlich mit dem ersten Nierenabschnitt zusammenhängende Nierenabschnitt ist schwach entfaltet; er ist insofern segmental gegliedert, als er intercostal kräftiger ist, und zwar sowohl lateral- als auch medialwärts. In dieser Weise setzt er sich in den einheitlichen dritten (III) Abschnitt fort. Der Nierengang an der lateralen Seite ist zwar sichtbar, doch rudimentär und ohne Lichtung. Gerade verlaufend, ist er noch mit seinem unteren, ventral frei zu Tage tretenden aktiven Abschnitt mit dem des dritten Nierenabschnitts verwachsen. Erster und zweiter Nierenabschnitt sind durchaus rudimentär und ersterer, obgleich groß und formvoll, durchaus „pseudo-lymphoid“, wie bei *Esox*.

Der dritte, aktive Nierenabschnitt ist bis zur Mündung der ventral freiliegenden Nierengänge in die Harnblase, durch die

1) Nach einer Beobachtung E. H. ZIEGLERS (28) ist die Kaudalvene bis zur Eingeweidearterie (*Arteria coeliaca*) embryonal bei Knochenfischen einheitlich — ZIEGLER nennt diese unpaare Vene: Stammvene — und teilt sich erst hier in die beiden Kardinalvenen. Immerhin kann dies nicht als primärer Zustand betrachtet werden, da diese „Stammvene“ nach demselben Autor bei den Teleostiern aus zwei lateralen Anlagen durch mediane Verschmelzung entsteht. Somit müssen wir auch bei den erwachsenen Formen die gleich starken Kardinalvenen als primäre Einrichtung betrachten, was ja mit den primären Selachierzuständen sich auch besser verträgt.

mediane Furche in die beiderseitigen Hälften abgeteilt, aber von da an einheitlich, wie bei *Salmo*, und reicht bis hinter die äußere Ausmündung. Allein dieser ganze unpaare Abschnitt ist aktiv mit den hinteren Nierengängen und erst hinter diesen liegt ein kleines, abgeschnürtes Postrenalkörperchen.

Die Niere eines anderen Percoiden, nämlich von *Perca* selbst, wurde von HYRTL richtig beschrieben. Danach sind die Kopfteile der Niere sehr stark und dick und medianwärts miteinander verwachsen. Dagegen sind „die Bauchteile schmal und dünn, laufen durch die ganze Länge der Bauchhöhle, bleiben bis auf ihr hinterstes Ende getrennt, verwachsen erst am vorletzten Bauchwirbel, teilen sich dann neuerdings in zwei sehr schmale,  $\frac{1}{2}$  Zoll lange Streifen, welche seitwärts vom ersten Analflossenträger herablaufen und unmittelbar über dem Halse der Blase ineinander übergehen“.

Nach meinen Untersuchungen an *Perca fluviatilis* ist der erste Abschnitt gleich wie bei *Lucioperca* sehr mächtig, doch liegt der Unterschied in dem von HYRTL angegebenen Verhalten, nämlich in dem medialwärtigen Verwachsensein der beiden (Fig. 7 I). Das auf diese Weise einheitliche Gebilde hat eine H-förmige Form (Fig. 19) mit einer medianen unpaaren Verbindung, einem Vorderhorn (*h*) und einem Hinterhorn (*h'*). Das Vorderhorn rückt weit nach vorn und stülpt vor sich die Pericardwand in das Pericard (*pc*) vor. Auf diese Weise wird die Pericardhöhle vermindert, und die beiden Vorderhörner fassen das Herz zwischen sich, indessen der Ductus Cuvieri über die unpaare Querverbindung zu liegen kommt. Die Hinterhörner dagegen ragen lateral in die Bauchhöhle vor, zwischen sich das vordere Ende der Schwimmblase fassend. Die großen MALPIGHISCHEN Körperchen scheinen von der hinteren konkaven Wand der unpaaren Querverbindung (Fig. 7) durch. Diese geht jederseits in je einen schmalen Abschnitt des übrigen Nierenorganes über. Dieser Abschnitt, der zweite (II), ist aber unendlich viel kürzer als der des Zanders. Die darauf folgende Niere ist der dritte Abschnitt (III). Er ist schmal und in intercostale seitliche Fortsätze ausgezogen, wodurch sein äußerer Rand wie ausgezackt erscheint. In dieser Weise ziehen die beiden Nieren nach hinten jederseits entlang an der Wirbelsäule, ohne sich zu berühren.

Erst kaudalwärts am Beginn des hinteren Längsdrittels des Gesamtnierenorganes rücken die beiden Nieren aneinander, hier aber noch ein Stück getrennt durch die hier median gelegene

rechte Kardinalvene. Dieses Nierenstück engt sich dann allmählich etwas ein, die seitlichen Auszackungen verstreichen, und mit dem Nachdorsalrücken der rechten Kardinalvene verwachsen die beiden Nieren, wobei das unpaare Stück sich wieder allmählich etwas erweitert. An seinem vor der Harnblase sich findenden Ende läuft dieses unpaare Stück durch eine mediane Furche, geteilt in zwei abgerundete Enden aus, aus denen je der jederseitige, bisher überall im Nierengewebe begraben gewesene Nierengang zum Vorschein kommt, um dann gleich darauf in den Blasenhalss zu münden. Allein auch der von HYRTL beschriebene Fall kann bestehen und wird durch das Verhalten der rechten Kardinalvene bestimmt. Diese bleibt bis kurz vor dem hinteren Nierenende ventralwärts und biegt erst dort dorsal. Hierdurch bleiben die beiden Nieren bis zu ihrem Ende getrennt voneinander. Hinter jedem hinteren Nierenende liegt je ein Postrenalkörperchen.

Vergleichen wir das Nierenorgan von *Perca* mit dem ihres Verwandten, der *Lucioperca*, so ergibt sich, daß aus dem opisthotypen Nierenorgan letzterer bei *Perca* ein holotypes Organ geworden ist, wobei der zweite Abschnitt an Länge einbüßen mußte.

Auch bezüglich der Kardinalvenen ergeben sich Unterschiede, denn bei *Perca* ist die rechte Vene (Fig. 7) ungemein mächtiger als die linke. Mit dem Aufhören der linken am Ende des ersten Drittels der Nierenanlage übernimmt dann die rechte Kardinalvene auch die linke Niere, ohne zuvor eine mediane Lage zu beziehen, bloß Quergefäße sind hier vorhanden. Erst weiter hinten gelangt dann diese Vene medianwärts.

Obgleich opisthotyp, ist die Niere von *Gasterosteus* doch ganz eigenartig entfaltet, ist jedoch nicht so wie jene der Percoiden, wie HYRTL dies angibt. Der erste Abschnitt (Fig. 14 I), völlig rudimentär, „pseudolymphoid“ und selbst ohne Andeutung eines Rudimentes vom großen MALPIGHISCHEN Körperchen, geht ganz kontinuierlich, ohne auch die geringste Abgrenzung in den aktiven (III) Nierenabschnitt über. Dies ist um so auffallender, als das vordere, blind in der Längsmittle des ersten Abschnittes endigende Nierengang seine Höhlung bewahrt und in dieser Weise in den übrigen Nierengangteil übergeht. Beide Kardinalvenen verlaufen von Anfang an völlig oberflächlich, wobei die linke mächtiger als die rechte ist. Genauestens an der Grenze zwischen dem rudimentären und dem aktivem Nierenabschnitt befindet sich bei den meisten Tieren eine Querverbindung zwischen den beiden Venen,



dann aber noch ein bis zwei bis zu der Stelle in der aktiven Niere, wo dann die beiden Venen zu einer von nun an einheitlichen Medianvene sich vereinigen, die in dieser Weise bis etwas vor das kaudale Nierenende verläuft und dort, die nun einheitliche Niere durchsetzend, eine dorsale Lage über der Niere einnimmt. Nach dem Verhalten der beiden Gefäße zueinander, und dem Erhaltenensein der linken Vene bis zu einer Stelle in der aktiven Niere, sowie nach deren äußerem Verhalten nehme ich an, daß der zweite, bei den bisher besprochenen Formen immer rudimentäre Nierenabschnitt (II), bei *Gasterosteus* wieder aktiv wurde. Es ist dieser aktive Abschnitt noch schmal, und die aktive Niere beginnt sich erst nach der Vereinigung der beiden Kardinalvenen allmählich zu verbreitern.

Dies geht dann so weiter etwa bis zum dritten Drittel des Nierenorganes, von wo aus dieses dann an Breite ganz allmählich wieder abnimmt, um zum Schlusse ganz schmal zu werden. Es endigt die hier einheitliche Niere noch vor der Einmündung der Nierengänge in die Harnblase.

Der Nierengang verläuft vom Beginn der aktiven Niere an stets ganz lateral vom seitlichen Nierenrande, um zum Schlusse sich von ihr ganz abzuheben. Bis zu dieser Stelle ist der Nierengang anscheinend sehr weit, doch rührt das zum Teil von der dichten Kreisfaserschicht her (Textfig. 3 *sug*). Von da an wird der Gang bis zu seiner Mündung in die Harnblase enger.

Hier hat sich somit kaudal die Niere stark verkürzt, ohne dafür im abgeschnürten Postrenalkörper eine Abrechnung zu leisten.

Ueber die Gadidenniere berichtet HYRTL, daß sie bei *Gadus barbatus* ein dickes Kopfende, aber bloß einen schwächtigen Bauchteil, der nur einen dünnen Streifen darstellt, besäße. Letztere der beiden Seiten verwachsen dann bei *Gadus minutus* zu einem hinteren breiteren und nach hinten zugespitzten Endstück. So soll es sich auch bei den anderen Arten und ebenso bei *Motella* verhalten. Ähnlich verhalten sich ferner die Nieren bei *Raniceps*, *Lepidolampus* und *Lota* nach HYRTL, doch befindet sich hier die Hauptmasse der Niere im hinteren Körperabschnitt, und verwachsen die beiden Nieren hier sogar zu einem unpaaren Stück. Bei *Lota* erstrecken sich von hier aus „zwei schmale Streifen Nierenparenchyms von ihm längs der Wirbelsäule bis zur Basis cranii“. Ein ganz anderes Verhalten soll indessen sich bei *Merluccius* eingestellt haben, denn bei ihm sind die Nieren „auffallend kurz und erstrecken sich nur bis zum 6. Wirbel“. HYRTL meint den

vorderen Wirbel. Die Schwimmblase soll es sein, welche eine Ausdehnung nach hinten verhindert habe.

Ich habe die Niere bei zwei Gadiden untersucht, bei *Gadus aeglefinus* und *Lota vulgaris*. Das primärere Verhalten findet sich bei *Lota*. Der erste völlig rudimentäre Abschnitt weist auf den beiden Seiten eine große Ungleichheit auf, denn während er rechts (Fig. 17 *I*) mächtig ist und von dem 1. postpericardialen Muskelsegment sich bis zum 7. erstreckt, erhält sich links nur noch ein schmaler, langer Ueberrest entlang dem 4.—6. Muskel-segmente (*I*). Es ist dies der hintere schmale Fortsatz des ersten Nierenabschnittes rechterseits, worauf hier dann nach vorn hin ein breites Stück (*I*) folgt, das sogar einen dünnen Fortsatz entlang der hinteren Pericardwand auf die andere Seite entsendet. Gleich hinter diesem Fortsatz erhält sich der Form nach das große MALPIGHISCHE Körperchen. Das vordere dicke Ende des ersten Nierenabschnittes erstreckt sich auf die 3 ersten postpericardialen Muskelsegmente. Der dünne hintere Fortsatz weist aber zweifellos darauf hin, daß sich hier ähnlich wie bei *Lepadogaster Gouanii* nach GÜTEL, eine lange absteigende Schlinge am Nierengange des ersten Abschnittes befand, dessen Rudiment sich erhielt. Bei dem geschlechtsreifen Tiere hat sich der erste Nierenabschnitt von der übrigen Niere völlig abgeschnürt. Letztere verhält sich genau so, wie HYRTL es angibt. Der zweite Abschnitt (*II*), völlig rudimentär, schmal und intercostal verdickt, erstreckt sich vom 2. postcardialen Segment bis zum 12. oder 13. Die Fortsetzung der Niere von hier an ist der Form nach zwar gleich dem rudimentären Abschnitt, doch wird sie von nun an allmählich breiter und höher, da sie eben aktiv ist, bis zum unpaaren hintersten Nierenabschnitt, der etwa mit dem 17. Segment beginnt. Der Uebergang ist ein durchaus allmählicher. Der unpaare Abschnitt wird immer massiger, biegt dann von ventral- nach dorsalwärts und vorn um, verschmälert sich dann rasch und läuft in die beiden Nierengänge, die bisher verdeckt waren, aus. Diese sind ganz kurz und münden in eine ansehnliche Harnblase (*hb*).

Die dorsale Vorwärtsbiegung des Nierenendes erklärt sich selbstverständlich durch die Vorwärtsverschiebung des Afters bei den Gadiden, und hat somit der hinterster Nierenabschnitt mit der sog. Kaudalnieren nichts zu tun. In der Lotaniere handelt es sich somit um eine opisthotype, wobei, gern gebe ich HYRTL recht, infolge der langen einheitlichen Luftblase, nicht nur der ursprüng-

lich zweite Nierenabschnitt, sondern auch noch ein gutes vorderes Stück des dritten Abschnittes rudimentär wurde.

Eigenartig verhält sich das Venensystem bei *Lota*. Die auffallend weite rechte Kardinalvene (*vc.d*) zieht in völlig latero-ventraler Lage vom Nierentreifen bis nach hinten, liegt dann an der Umbiegungsstelle des hinteren Nierenabschnittes eine kurze Strecke diesem an, durchbohrt ihn und gelangt dann wie immer dorsalwärts. Nur hier an besagter Stelle tritt er mit der Niere in Beziehung, sonst ist er von der gesamten Niere getrennt und gibt keine Aeste in dieselbe. Seine Aufgabe übernahm die rechte Vena azygos (*vz.d*). Auch die Körperaorta liegt hier entlang der vorderen Körperhälfte asymmetrisch, nicht auf den Wirbelkörpern, sondern rechtslateral von der Wirbelsäule; so zieht sie bis zur Körperlängsmittle, biegt dann nach links und verläuft nun in der ursprünglichen Lage medianst entlang der Wirbelsäule. Zu Beginn liegt die Vena azygos dextra lateral von der Aorta, zwischen ihr und der Kardinalvene, und erst nachdem erstere in die symmetrische Lage geraten, liegt die rechte Vena azygos median vom Nierenstreifen der Wirbelsäule seitwärts an. Diese Lage hält die linke Vena azygos von Anfang an inne. An der Stelle, an der die beiderseitigen Nieren miteinander verwachsen, vereinigen sich auch die beiden Azygos miteinander, und das unpaare Gefäß liegt dann medianwärts der Niere unten an, versenkt sich aber bald darauf in das Nierengewebe.

Von der rechten Kardinalvene zweigt ein Ast rechterseits ab (*v*), versorgt den ersten Nierenabschnitt und teilt sich dann in zwei Muskeläste. Links findet sich in sehr stark reduzierter Form diese Vene gleichfalls, und da dort eine Kardinalvene fehlt, so ist sie das letzte Ueberbleibsel einer solchen.

Die Niere von *Gadus aeglefinus* ist holotyp geworden. Die beiderseitigen ersten Abschnitte (Fig. 16 I) sind plattgedrückt von den beiden ihnen ventralwärts fest anliegenden Hoden bei dem Männchen, etwas erhabener bei dem Weibchen, haben eine längs-ovale Form und liegen ihrer ganzen medianen Seite entlang fest aneinander. Von einem großen MALPIGHISCHEN Körper ist an diesen großen Rudimenten nichts zu sehen, nur vorn befindet sich an jedem ein längerer fingerförmiger Fortsatz. Der ganze vordere Abschnitt, wie denn auch die aktive Niere besitzt eine sehr derbe, von elastischen Fasern durchwobene silberglänzende Kapsel, welche zwischen den beiden aktiven Nieren sich zu einem langen ventralen Bande (*s*) verdickt. Dieses sehnig scheinende Gebilde geht



nach ventral auf die beiden fest aneinander liegenden Hoden medianwärts über, sich mit der äußeren Hodenhülle unter der tiefschwarzen Peritonealdecke verwebend. Am hintersten Abschnitt zwischen den beiden aktiven Nieren fehlt diese Bildung, wodurch diese hier noch einheitlicher erscheinen. Denn die ganze aktive umfangreiche Niere (gelb) erscheint einheitlich, platt und reicht fest bis an die beiden ersten Nierenabschnitte. Somit ist an ihr ein zweiter Abschnitt nicht zu erkennen.

Auf beiden Seiten sind an der aktiven Niere intercostal breite fingerförmige Fortsätze vorhanden, die ziemlich fest aneinander liegen. Sie nehmen am hinteren Abschnitt allmählich an Mächtigkeit ab und sind die letzteren dann ganz unansehnlich. Das hintere Ende biegt nicht um wie bei *Lota*, was eben durch die Holotypie erklärbar ist. Nicht aus dem hintersten Nierenende gehen die stets im Nierengewebe verborgenen Nierengänge ab, sondern etwas weiter vorne (*sug*), so daß man nach diesem Verhalten von einer Kaudalnieren wohl reden könnte. Auch scheint äußerlich nur ein einziger Gang vorhanden zu sein, der zumeist rechterseits die Niere verläßt, allein Schnitte ergaben, daß die beiden Gänge nur fest aneinander lagern, allerdings von einer einheitlichen Hülle umgeben. Es biegt dann dieser Strang dorsalwärts nach vorne, um die mit der ventralen Wand mit der Bauchdecke verwachsene Harnblase (*hb*) zu erreichen. Die beiden Kardinalvenen sind weit und gleich mächtig, völlig vom Nierengewebe verdeckt.

„Die anomalste Form der Harnwerkzeuge“, sagt HYRTL, „findet sich bei den Siluroiden. Sie bilden die einzige Familie, bei welcher die Hauptmasse der Niere teils unter, teils hinter der Schwimmblase liegt. Die Nieren zerfallen in einen Kopf- und Bauchteil. Der Kopfteil beider Nieren bildet zwei dicke konkav-konvexe Scheiben, welche das vordere abgerundete Ende der Schwimmblase decken, und sich in der Mittellinie des ersten Wirbels miteinander durch eine bald breitere, bald schmalere zellige Commissur vereinigen. Durch diese Commissur tritt die Arteria coeliaca hindurch.“ Der Bauchteil der Niere hängt mit dem Kopfteil nicht zusammen und beginnt als schmaler Streifen weiter hinten. Während dann die linke Niere etwas stärker wird, ist die rechte wieder unterbrochen. Beide vereinigen sich in einem unpaaren hinteren Abschnitt. Holotyp könnte die Niere nach HYRTLs Beschreibung bei *Gymnotus* sein. Diese Form zähle ich zu den Siluroiden, wie denn schon G. FRITSCH (2b) die große

Verschiedenheit des ganzen Gehirns, insbesondere aber des Kleinhirns von dem der Aale betonte, wobei letzterer in der Knochenfischabteilung einzig mit dem der Siluroiden gleichgestaltet ist. Dazu kommt noch das Schädelskelett.

Ich untersuchte von Siluroiden den Zwergwels *Amiurus nebulosus* und da sich bei ihm bezüglich des Nierenorgans die größte Uebereinstimmung mit dem von Silurus durch HyRTLs festgestellten Zustände ergab, unterließ ich den hier so schwer zu erhaltenden Silurus zu untersuchen.

Es besteht das Nierenorgan bei *Amiurus* aus zwei voneinander völlig getrennten unpaar gewordenen Abschnitten, dem ersten (Fig. 20 I) rudimentären und dem hinteren aktiven, dritten (III) Abschnitt. Ersterer liegt entlang der ganzen hinteren Pericardwand mit seiner vorderen konvexen Seite jener fest an, und seine hintere konkave Seite paßte sich dem vorderen Schwimmblasenende an. Diese letztere griff somit hier schon formend ein, wie denn HyRTL schon richtig erkannte, daß die sonderbaren Nierenverhältnisse der Welse durch die kurze und breite Form der Schwimmblase verursacht wurden.

Der hintere aktive Abschnitt der Niere (III) liegt im hintersten Abschnitte der Leibeshöhle und hat entsprechend diesem eine konische, sich nach hinten verjüngende Form. Eine mächtige Nierenmasse ist er vorne, entsprechend dem runden Ende der Schwimmblase, der sie hier fest anlagert, konkav. Diese aktive Niere steht bei *Amiurus* mit dem ersten Nierenabschnitte in gar keinem Zusammenhang, denn entlang der ganzen großen Leibeshöhlenstrecke zwischen ihnen fehlt jedes Rudiment einer Niere. Nichts hängt der breiten rechten (*vc.d*) oder ungemein schmalen linken (*vc.s*) Vena cardinalis von „pseudolymphoidem“ Gewebe an. Diesbezüglich hat somit *Amiurus nebulosus* sekundärere Zustände erreicht als sein europäischer Vetter, bei dem ja nach HyRTL rechts noch der Rest der Niere zwischen erstem und zweitem Abschnitt voll erhalten ist, wenngleich links schon unterbrochen sein soll.

Auch die Venenverhältnisse sind beim Wels ganz eigenartig. Es ist die rechte Kardinalvene sehr mächtig (*vc.d*), die linke (*vc.s*) sehr gering, doch bis zum dritten Nierenabschnitt erhalten, in den sie sich verzweigt. Auch die linke sehr dünne Vena azygos, die fest entlang der Wirbelsäule nach unten zieht, verhält sich so. Demgegenüber fehlt die rechte Vena azygos oder ist vielmehr in der Vena cardinalis dextra durch Verschmelzensein mitgehalten.

Während diese dann einen Ast an die Vorderseite des dritten Nierenabschnittes abgibt, versenkt sie sich in das Nierengewebe. Nun zieht sie aber nicht dorsal weiter in den Schwanz, sondern es treten ventralwärts als ihre Aeste zwei Venen aus der Niere, die sich nach Aufnahme der sich aus zwei Aesten vereinigten Geschlechtsdrüsenvene zu einer einheitlichen Kaudalvene (*vc*) vereinigen. Diese zieht dann, nachdem sie zwischen den ganz kurzen, in eine sehr kleine Harnblase mündenden Nierengängen durchgegangen, dorsalwärts. Entfaltet hat sich aber die Siluroidenniere aus der opisthotypen Niere durch vollständige Rückbildung des zweiten und eines großen Teiles des dritten Abschnittes, indessen der hintere Abschnitt dieses, der sich so oft unpaar zeigt, in seiner mächtigen Entfaltung die Kompensation liefert.

Holotyp scheint die Niere der Anguilluliden zu sein, nach HYRTL bei *Muraena* und *Ammodytes*.

Ich habe *Anguilla vulgaris* untersucht. Es zieht da ein ganz geringes Rudiment (Fig. 21) ohne jede Verdickung, links zusammenhängend, rechts zumeist unterbrochen von vorne nach hinten. Dieses Rudiment des ersten Abschnittes zeigt somit vorne keine Verdickung, und das Meiste von ihm ist völlig verschwunden. Sein hinteres Ende liegt fest der aktiven Niere an. Auf der rechtsseitigen Hälfte ist der obliterierte Nierengang noch zu erkennen, ohne jedoch Windungen zu zeigen, da er ganz gerade ist. So setzt er sich auch rechts kontinuierlich in den aktiven Teil des Nierenganges fort.

Die aktive Niere ist ihrer ganzen Länge nach bis zum einheitlichen hinteren Ende schmal und verdickt intercostal. Der Nierengang ist völlig von Nierengewebe verdeckt. Die beiderseitigen schmalen Abschnitte der aktiven Niere berühren sich nirgends, zwischen ihnen liegt die Wirbelsäule und darüber die Aorta. Erst am kaudalsten Abschnitte berühren sich die beiden Nieren genauestens dort, wo die rechte Kardinalvene dorsalwärts biegt. Hier verwachsen sie zu einem einheitlichen dicken, vor allem hohen Abschnitte, aus welchem bald die bisher unsichtbar gewesenen Nierengänge an die Harnblase herantreten. Damit hört aber die Niere noch nicht auf, sondern setzt sich, ohne an Dicke einzubüßen, noch ein Stück hinter dem After in die Schwanzleibeshöhle fort.

Eigenartig sind die Venenverhältnisse. Obgleich die linke Kardinalvene vorhanden ist, ist sie doch sehr gering und hört etwa mit Beginn der aktiven Niere auf. Bis in diese Querebene verläuft



die mächtige rechte Kardinalvene (*vc.d*) einheitlich, gibt hier aber dann einen Ast ab, der in gleicher Lage wie auf der rechten Seite, medianwärts von der linken Niere, gelegen nach schwanzwärts zieht. Erst mit der Verschmelzung der beiden Nieren kaudal vereinigt sich der Venenast wieder mit dem Hauptstamm der rechten Kardinalvene. Während ihres Verlaufes bestehen viele Querverbindungen zwischen den beiden Gefäßen. Es hat somit bei *Anguilla* die rechte Kardinalvene sehr frühzeitig die Beherrschung der linken Vene übernommen, wodurch die linke Kardinalvene sehr zurücktritt, wie das ja in den meisten Fällen bei Knochenfischen zu beobachten ist.

Die aktive Niere der Cyprinoiden ist eigene Wege gewandert, woran bis zu einem gewissen Grade die geteilte Schwimmblase schuld ist. Die ursprünglichsten diesbezüglichen Verhältnisse unter den von mir untersuchten Formen weist *Cyprinus auratus* auf. Bei ihm ist der erste Nierenabschnitt groß wie etwa bei dem Zander, doch von etwas anderer Form. Er ist (Fig. 8 I) mehr der Länge nach entfaltet, doch immerhin mit einem Querstück, an dessen medianem Rande das Rudiment des großen MALPIGHISCHEN Körperchens deutlich vorspringt. Trotz seiner Größe ist der Abschnitt völlig rudimentär und besteht aus „pseudolymphoidem“ Gewebe, Venenästen und dem Rudiment des Nierenganges. An seiner ventralen Fläche zieht die Kardinalvene, rechts unvergleichlich mächtiger als links, entlang dem ganzen zweiten Abschnitte (II) nach hinten zum dritten Abschnitt.

Auch der zweite Abschnitt ist völlig rudimentär, doch in einer etwas anderen Weise, als bei den bisherigen Formen. Er besteht nämlich nur aus intercostalen Querrudimenten, die miteinander gar nicht zusammenhängen. Die Rudimente, rechts 4, links 3, liegen an der lateralen und medianen Seite der Kardinalvenen (Fig. 40 *r'*), ohne sie dorsal oder ventral zu bedecken. In ihnen finden sich Venenäste, und Lichtungen ohne weiteren Zusammenhang bestehen, obgleich nicht einmal ein Rest vom Nierengange mehr erhalten ist, weshalb diese „pseudolymphoiden“ Knoten untereinander auch nicht zusammenhängen.

Der dritte Nierenabschnitt (Fig. 8 III) gliedert sich in einen vorderen oder kopfwärtigen ( $\alpha$ ) und einen hinteren oder kaudalen ( $\beta$ ) Teil. Der vordere Teil ist mächtig entfaltet, während der hintere auf einem niedrigen Entfaltungsgrad stehen geblieben ist, denn von einer Reduktion ist keine Rede. Der vordere Abschnitt ist

breit und kurz; nach hinten beiderseits gleich lang, erstreckt sich die linksseitige Hälfte um ein Muskelsegment weiter nach vorne als die rechtsseitige. Die beiderseitigen Teile gehen vorne sowohl wie nach hinten auseinander, doch hängen sie in ihrer Längsmittle durch ein Querstück miteinander zusammen. Dieses wallartige Querstück, oder, wie ich es nennen möchte, die Nierenbrücke (*b*), ist oben breit und erhebt sich dann nach ventralwärts, zwischen den beiden Schwimmblasen-Abschnitten gelegen, spangenartig. Auch die seitlichen Teile zeigen ventral den Eindruck der Schwimmblase, der sie ja ganz fest aufliegen. Sowohl der kopf- als auch der schwanzwärtige Rand der Brücke geht in schönem Bogen auf die inneren Ränder des äußeren Nierenrandes über, wodurch sowohl vorne als hinten die genaue Anpassung an die beiden Schwimmblasenabschnitte sich erkennen läßt. Dann wird fast plötzlich nach hinten der vordere Teil des dritten Nierenabschnittes schmal, und indem er schon nach innen bog, geht er in den hinteren Teil über. Wie zwei Schenkel nähern sich dann die beiderseitigen hinteren Teile und legen sich ihrer ganzen Länge nach bis zur Harnblase aneinander. An der hinteren inneren Seite, gerade an der Stelle, an welcher auch die beiden Venenschenkel wieder an die ventrale Nierenoberfläche treten, gelangen die Nierengänge aus dem Nierengewebe wieder zum Vorschein. Letztere liegen dann den beiden Venenschenkeln nach auswärts fest an und ziehen in dieser Lage bis zu jener Stelle, an der die beiderseitigen Nierenhälfen sich aneinander legen. Hier verlassen sie die Vene und verlaufen an der lateralen Seite der Niere bis zur Harnblase.

Die beiden erwähnten Venenschenkel entsprechen nicht etwa den beiden Kardinalvenen, denn die linke schwache Kardinalvene hört schon zu Beginn des dritten Nierenabschnittes auf; sie sind vielmehr Gabeläste der rechten Kardinalvene, die sich unter der Brücke, tief versenkt in das Nierengewebe, gabelt. Immerhin steht der linke Ast mit der linken Kardinalvene in Zusammenhang. Die beiden Gabeläste gelangen dann mit der Annäherung der beiden hinteren Teile des dritten Nierenabschnittes nahe aneinander. Sie bilden zu Beginn drei bis fünf Querverbindungen untereinander und vereinigen sich endlich zu einer einzigen, median zwischen beiden Nierenorganen gelegenen Vene.

Aus diesen Zuständen des Goldkarpfens entfalteten sich die weitergehenden und somit jüngeren Zustände bei *Cyprinus vulgaris*, und die jungen kleinen Tiere dieses Karpfens zeigen auch mehr Anschlüsse an den Goldkarpfen als große Tiere. Beim

geschlechtsreifen *Cyprius vulgaris* ist der erste Nierenabschnitt (Fig. 9 I) im Verhältnis zu den Teilen des zweiten Abschnittes (II) nicht groß, indessen die Einzelteile des zweiten Nierenabschnittes verhältnismäßig größer sind, als jene des *Cyprinus auratus*. Sie liegen ebenfalls intercostal, doch ist auch bei ihnen kein allmählicher Zusammenhang gewahrt, vielmehr beschränkt sich dieser nur auf einzelne Stellen. Erster und zweiter Nierenabschnitt sind vollständig rudimentär, und es fehlt auch hier das Rudiment eines Nierenganges.

Um so mächtiger erscheint der dritte und aktive Abschnitt (III). Es hat sich hier der vordere Teil dieses Abschnittes ungleich mächtiger entfaltet, und es zeigt sich an ihm jetzt das Bestreben, die ganze kopfwärtige Rumpfhälfte, die ehemals der erste und zweite Nierenabschnitt innehatten, einzunehmen. Es besteht der mächtige vordere Teil des dritten Abschnittes aus je einem kräftigen Lappen an gleicher Stelle wie zuvor beim Goldkarpfen, doch sind diese Lappen ( $\alpha$ ) jetzt so mächtig, daß sie die beiden aneinanderstoßenden Enden der Schwimmblase nach ventralwärts zu umgreifen, ohne sich dabei vollständig aneinander zu schließen. Auch die Brücke ( $b$ ) ist entsprechend kräftiger geworden. Bezüglich des oben angedeuteten Prozesses sind die beiden vorderen Lappen des dritten Abschnittes von Bedeutung. Diese senden zwar kleinere Lappen auch medianwärts in intercostaler Lage in die zwei Segmente vor der Nierenbrücke, ihr Hauptteil, links auch hier ( $l'$ ) mächtiger als rechts ( $l$ ), erstreckt sich aber weiter nach kopfwärts. Der linke Lappen reicht bis in den dritten post-pericardialen Zwischenrippenraum hinein, der rechte erreicht nur den vierten. An ihrer ventralen Fläche zeigen diese Lappen den silberglänzenden Nierengang ( $g$ ), bis zu ihren vorderen Enden, fortwährend Aeste abgebend und sich damit verästelnd. Es ist dieser Gang aber nicht der Hauptgang selbst, sondern bloß ein sich mächtig entfaltender Sammelgang, denn der Hauptgang teilt sich über der Nierenbrücke in zwei mächtige Aeste, von denen der andere dem seitlichen mächtigen Lappen ( $a$ ) und der Brücke ( $b$ ) angehört. Der größere Lappen ist schwanzwärts dem hinteren Teile des dritten Nierenabschnittes gegenüber scharf abgesetzt und nur medianwärts mit ihm zusammenhängend. Gleich wie bei dem Goldkarpfen hat der hintere Teil im Wachstum eingehalten, ist infolgedessen schmal, und die beiderseitigen Teile legen sich bis zu ihrem Ende an der Harnblase fest aneinander.



Die rechte Kardinalvene ist auch hier unendlich mächtiger als die linke, die sich im vorderen linken Lappen des dritten Abschnittes schon verzweigt (*l'*). Die rechte Kardinalvene gibt bald nachdem sie den vorderen Lappen (*l*) erreicht hat, einen Ast ab, der sich aber nach unten und links wendet und, die linke Niere vor der Nierenbrücke erreichend, sich dort in zwei Aeste gabelt. Beide diese versenken sich in die linke Niere, während jedoch der vordere sich nach dem vorderen Lappen (*l'*) wendet, zieht der andere im hinteren Lappen nach hinten und geht dann hinter der Nierenbrücke eine Verbindung mit der inzwischen über der Brücke zum Vorschein gekommenen rechten Kardinalvene ein. Das so einheitlich gewordene Gefäß zieht median zwischen den beiden hinteren fest beisammenliegenden Nierenteilen nach kaudalwärts. Somit ist das Venenverhalten auch hier so wie bei *C. auratus*, mit dem Unterschiede, daß der Venenast der rechten Kardinalvene für die linke Niere schon außerhalb der Niere abgeht.

Es hat sich also bei der Gattung *Cyprinus* ein Prozeß eingestellt, der infolge der Pflanzen-nahrung — denn bei allen ausgesprochenen Raub-fischen ist die aktive Niere geringer — geforderten größeren Nierenleistung eingeleitet wurde. Eine Wiederherstellung rückgebildeter Teile, des zweiten Nierenabschnittes, wie bei *Gasterosteus*, war dabei infolge der großen Rückbildung — wobei das betreffende Nierengangstück schon verschwand, indessen bei *Gasterosteus* sich noch erhielt — nicht mehr möglich, und die aktive Niere mußte das Geforderte liefern. Während der hintere Teil des dritten Abschnittes vielleicht infolge größeren Druckes von dem hinteren Teil der Schwimmblase dies nicht vermochte, erfolgte dies an jenem Orte zuerst, wo der größte freie Raum dafür geboten ward. Dies ist die Stelle, wo die zwei Enden der Schwimmblasenabschnitte sich treffen, und wo zwischen ihnen und an den Seiten Raum genug übrig bleibt für die folgerichtige Entfaltung der hinteren Lappen und der sie verbindenden Nierenbrücke. Dieses Stadium wurde erreicht durch *Cyprinus auratus* und weitergeführt durch *C. vulgaris*, indem bei ihm die vorderen Nierenlappen kopfwärts wachsend, auch die Rudimente des zweiten Abschnittes, wenigstens die hintersten, zu verdrängen beginnen und ihren Platz zu erwerben bestrebt sind.

Ein viel weiter vorgeschrittener diesbezüglicher Schritt zeigt sich dann bei *Tinca*.

Was vor allem den ersten Nierenabschnitt betrifft, so kenne ich diesen von kleinen, 3 dm langen Tieren her und von einer Zeit also, in der bereits der ganze Abschnitt rudimentär ist, doch zu dieser Zeit noch die ursprüngliche, an die der Forelle erinnernde Form bewahrt (Textfig. 6), wie dies HYRTL auch richtig angibt. Auch die zwar rudimentären, doch der Form nach gut erhaltenen, großen MALPIGHISCHEN Körperchen sind ventralwärts deutlich zu

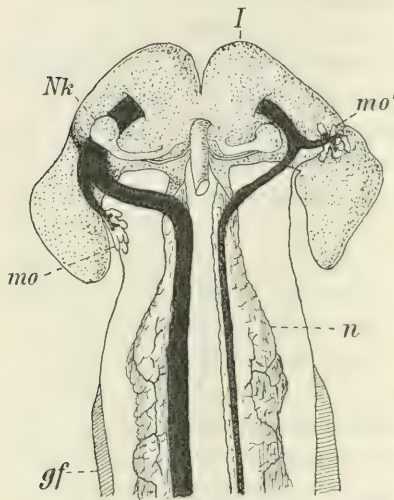


Fig. 6. *Tinca fluviatilis*. Erster (*I*) und der aktive Nierenabschnitt (*n*) eines jungen 3 cm langen Tieres von der ventralen Seite (nach horizontalen und quergeführten Schnittserien rekonstruiert). *Nk* rudimentäres großes MALPIGHISCHES Körperchen; *mo* rudimentäres Mesorchium; *gf* Genitalfalte. Die Kardinalvenen schwarz.

sehen (*NR*); sie sind langgestielt und liegen außerhalb des Nierenabschnittes. Dieser besteht aus je einem Querstück, wobei die beiderseitigen sich nicht nur berühren, sondern zu dieser Zeit sogar miteinander verwachsen sind. Da nun später bei dem geschlechtsreifen Tiere diese Rudimente auseinanderücken, gleich wie bei der Gattung *Cyprinus*, dann bei *Esox* und *Lucioperca*, so nehme ich an, daß die bei *Salmo* zeitlebens erhaltene feste Aneinanderfügung des ersten Nierenabschnittes das primäre Verhalten sei.

Nur die Arteria coeliaca trennt etwas noch die beiden ersten Abschnitte, von welchem Gefäß je ein nun obliterierter Ast an das große MALPIGHISCHE Körperchen tritt. Die Kardinal-

venen, von denen die rechte viel mächtiger als die andere ist, durchbohren das Rudiment und biegen dann nach einwärts an die innere Seite der hier aktiven Niere (*n*). Da, wo die Rudimente an die aktive Niere stoßen, geschieht dies durch einen kurzen Fortsatz ihrerseits, der sich dann der aktiven lateralen Nieren-seite fest anschmiegt und auf Schnitten noch in dieser Lage eine Strecke verfolgt werden kann. Dieser Fortsatz bildet den einzigen Rest vom zweiten Nierenabschnitt. An der Stelle, wo die Kardinalvenen auf der ventralen Seite des ersten

Abschnittes nach innen biegen, gibt jedes Gefäß einen lateralen Ast ab. Links gelangt dieses zu einer Gruppe von blinden und soliden Zellsträngen, die völlig verschieden im Gewebe von dem „pseudo-lymphoiden“ Gewebe sind, auch außerhalb von der Niere sich befinden, doch diesem fest anliegen (*mo'*). Rechts liegt dieses Gebilde (*mo*) von innen dem Rudiment der Niere an, nicht von unten wie drüben. Von ihm aus zieht jederseits die Genitalfalte, die weiter schwanzwärts besser entfaltet ist, nach hinten (*gf*). Auf dem Querschnitt sieht man (Textfig. 7) dieses Gebilde aus soliden Zellenschläuchen bestehen (*mo*), zwischen denen Venenäste liegen.

Das ganze Gebilde wird durch Bindegewebe zusammengehalten, welches auch mit dem Rudiment des ersten Nierenabschnittes (*I*) jenes innig verbindet. Nach dem Cölom (*cö*) zu wird dies Gebilde durch das Cölomepithel überdeckt, das sich medial davon zur Hodenanlage einfaltet (*ta*). In diesem ganzen Gebilde kann ich nur ein Rudiment eines

Mesorchiums erblicken, wobei es mich freilich sonderbar berührt, daß es sich gerade bei einem Cyprinoiden findet.

Die Zustände an dem ersten Nierenabschnitt erinnern somit bei der ganz jungen Schleie an jene von *Salmo* und *Perca*. Dies ändert sich dann, denn bei dem geschlechtsreifen Tiere (Fig. 10) ist das Rudiment des ersten Nierenabschnittes ungemein zusammengeschrunft (*I*) und besitzt nicht einmal die frühere Form. Auch

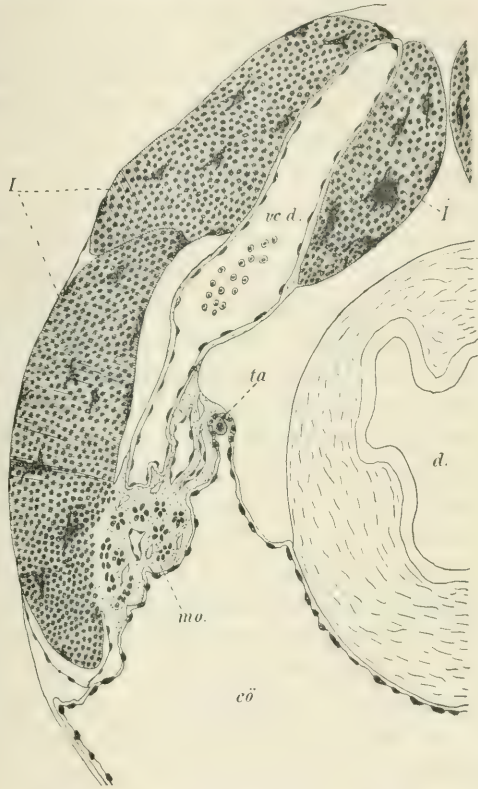


Fig. 7. Dieselbe *Tinca fluviatilis*. Querschnitt durch die rechte Hälfte des ersten Nierenabschnittes (*I*, *I'*) mit dem Darm (*d*). *ve.d* Vena cardinalis dextra; *cö* Cölom; *mo* rudimentäres Mesorchium; *ta* Hodenanlage.



liegen die beiderseitigen Teile aneinander, zwischen sich die Aorta fassend. Nach hinten durch eine deutliche Querfurche von der aktiven Niere abgegrenzt, reicht diese direkt bis hierher. Es handelt sich in ihr um den kopfwärts gewachsenen Lappen des dritten Abschnittes bei *Cyprinus*, und es beginnt dieser Abschnitt somit gleich vorn, den ganzen Rumpf jetzt beherrschend. Zuerst jederseits schmal, wird er etwas weiter hinten fast ganz plötzlich dicker, wozu je ein lateraler, runder Lappen beiträgt. Allmählich wird er noch höher und breiter, wobei die beiderseitigen Nierenorgane weit auseinanderliegen. Mit dem Erreichen der größten Breite und Höhe zwischen den beiden Schwimmblasenabschnitten legen sich die beiden Nieren fest aneinander und bilden die Nierenbrücke. Hinter dieser, schon von HYRTL gekannten Brücke erhält sich die frühere Mächtigkeit der Niere nur noch auf eine kurze Strecke und geht dann ganz plötzlich in den schmalen schwanzwärtigen Abschnitt über. Damit sind die beiden Nieren auseinandergewichen und legen sich erst mit Beginn des letzten Drittels wieder fest aneinander, dort, wo die Vene dorsalwärts biegt. An diesem letzten einheitlichen Abschnitte ( $\beta$ ), der ganz aktiv ist, doch den After nicht erreicht, besitzt die Niere glatte Umrandung und ist kräftig entfaltet, während sie an den beiden auseinanderliegenden Teilen viel weniger mächtig, doch gut erhalten ist und in den Zwischenrippenräumen seitliche Vorsprünge schickt, wodurch sie eben segmental gegliedert erscheint. Die Nierengänge gelangen ventralwärts erst am hinteren Ende des vorderen Teiles vom dritten Nierenabschnitte an die Oberfläche und verlaufen, im Gegensatz zu allen von mir untersuchten Cyprinoiden, entlang der Mitte der Niere zur Harnblase.

Die viel schwächere linke Kardinalvene versenkt sich an dem erwähnten runden Lobus in die Niere, indessen die rechte vor der Nierenbrücke sich in das Nierengewebe einbohrt. Hinter der Brücke kommt das Blutgefäß dann wieder zum Vorschein ventralwärts, teilt sich dann in zwei Äeste, wovon der vordere, sich nach vorn wendend, sich interrenal mit dem Ende der linken Kardinalvene trifft. Richtiger aufgefaßt ist es wohl, in Anbetracht der Verhältnisse bei den anderen noch zu beschreibenden Cyprinoiden, daß die rechte Kardinalvene hier zum Vorschein kommt und sich durch eine Querverbindung mit der anderen Kardinalvene in Zusammenhang setzt. Dann ziehen die beiden Kardinalvenen am inneren Rande der beiden Nieren nach schwanzwärts zu und ver-

binden sich so lange untereinander, bis sie sich zu einer mittelständigen breiten Vene vereinigen. Diese wendet sich zum Schluß dorsalwärts.

Für eine weitere Stufe in der phyletischen Entfaltung der Cyprinoidenniere gilt sicherlich *Barbus*. Bei diesem ist der erste Nierenabschnitt (Fig. 11 I) gleich wie bei der vorigen Form klein, zeigt noch das Rudiment des großen MALPIGHISCHEN Körperchens äußerlich, liegt aber dann der aktiven Niere bloß an und wird nur durch die Kardinalvenen daran befestigt, denn jedes noch so geringe Rudiment des zweiten Nierenabschnittes ist hier wie bei der nächsten Gattung, *Leuciscus* nämlich, völlig verschwunden. Es liegen die beiderseitigen Rudimente weit auseinander, worauf dann der aktive, ursprünglich dritte Nierenabschnitt folgt. Die aktive Niere ist gleich von Anfang an ansehnlich, wird aber bald höher und breiter, so, daß die beiderseitigen Nieren einander dann berühren (III). So ziehen sie weiter bis zu der Stelle an der Grenze zwischen den beiden Schwimmblasenabteilungen, weichen dann etwas auseinander, um sofort sich wieder bis zu ihrem Schwanzende zu berühren. An genannter Stelle liegt bei manchen Exemplaren die Nierenbrücke, bei anderen aber bloß ein nach rechts gerichteter Vorsprung der inneren Seite der linken Niere, wie in dem abgebildeten Falle, die linke Hälfte der Brücke darstellend. Von phyletischer Bedeutung wäre dann dieser Zustand kaum. Die beiden Kardinalvenen, die gleich breit sind und oberflächlich bis hierher ziehen, geben an dieser Stelle unter sich eine Querverbindung ab und ziehen dann, ohne solche Verbindungen weiter aufzuweisen, bis etwa in den Beginn des letzten Viertels der aktiven Niere, wo sie sich dann dorsalwärts wenden.

An der Stelle, wo die beiden Nierengänge an die ventrale Oberfläche geraten, und diese liegt noch eine gute Strecke von der Brücke entfernt, engt sich der kopfwärtige Abschnitt der Niere allmählich in den schwanzwärtigen ein. Da zwischen beiden nicht mehr der große Volumunterschied besteht wie bisher unter den aufgeführten Cyprinoiden, so erklärt sich dieser Uebergang von selbst.

Die äußeren Verhältnisse des Nierenorganes der Gattung *Leuciscus* entsprechen ziemlich jenen von *Barbus* und sind phyletisch von gleicher Bedeutung. Dabei sind die Zustände der verschiedenen Arten (*L. argenteus*, *erythrophthalmus*, *rutilus*, *alburnus*, *dobula*) einander so gleich, daß ich mich hier mit der

Besprechung jener von *L. argenteus* begnügen will. Gleich wie bei *Barbus* ist der erste Nierenabschnitt reduziert (Fig. 12 I), und es fehlt jeder Rest eines zweiten Abschnittes. Es legt sich die aktive Niere oder der dritte Abschnitt gleich breit an das Rudiment an und zieht, ohne daß die beiden Nieren sich berührten, bis zu der gut entfalteten Brücke. Hinter der Brücke weichen die beiden Nieren wieder auseinander, und bald darauf gelangt jederseits der Nierengang an die ventrale Oberfläche, womit der vordere Teil der aktiven Niere ( $\alpha$ ) in den schwanzwärtigen ( $\beta$ ) übergeht. Dies geschieht aber noch viel allmählicher als bei *Barbus*, da die beiden Teile keinen solchen Unterschied in der Breite mehr aufweisen. Es berühren sich die beiden hinteren Abschnitte aber weiter hinten, erst in der Längshälfte des hinteren Teiles einander, knapp hinter der Stelle, an der die hintere Querverbindung zwischen den beiden hier gleich weiten Kardinalvenen sich befindet. Eine erste — manchmal kommt noch eine dritte vor — solche Verbindung besteht bald hinter der Brücke; von da an nach schwanzwärts sind die Venen gleich stark. Vorne war die rechte, schon in das Nierengewebe sich versenkende Vene mächtiger als die linke.

Es hat also, und hierauf möchte ich einiges Gewicht legen, der mit *Cyprinus* erreichte große Unterschied zwischen der Mächtigkeit des kopfwärtigen und schwanzwärtigen Teiles der aktiven Niere (oder des dritten Nierenabschnittes) mit der Entfaltung des ersteren bis zum ersten Nierenabschnitt schon mit *Tinca* beginnend und bei *Barbus* sich fortsetzend, bei *Leuciscus* sich ziemlich ausgeglichen.

Auch bei einem anderen Vertreter der Cyprinoiden, bei *Gobio fluviatilis* zeigt sich die eigenartige cyprinoide oder prosotype Umformung, und zwar in einem etwa *Tinca* entsprechenden Grade, doch weist der erste, zwar rudimentäre Nierenabschnitt ein eigenartiges Verhalten auf. Die beiderseitigen Abschnitte sitzen als zapfenförmige Verlängerungen — manchmal der linke etwas länger als der rechte — der aktiven Niere an (Fig. 13 I). An der inneren Seite der beiden, voneinander entfernt liegenden ersten Abschnitte läßt sich noch das Rudiment des großen MALPIGHISCHEN Nierenkörperchens (Textfig. 8 NR) erkennen. An dieser Stelle beginnt dann der sich vielfach schlängelnde und in dem ersten Nierenabschnitt blind endigende Nierengang (*sug*<sup>4</sup>), der noch eine verengte Lichtung und somit gut



angeordneten Epithelbelag hier aufweist, obgleich das große Nierenkörperchen völlig rudimentär ist.

Der aktive, dritte Nierenabschnitt (Fig. 13 *III*) schließt sich direkt dem ersten Abschnitt an, ohne daß ein Rudiment eines zweiten Nierenabschnittes nachweisbar wäre. Es beginnt der Nierengang wie überall bei den untersuchten Cyprinoiden mit der Vereinigung einer Zahl von Sammelgängen. Der vordere Abschnitt der aktiven Niere gliedert sich in den kopfwärtigen, mächtigen, aber kurzen und den hinteren längeren Teil. Der vordere Teil ( $\alpha$ ), an dessen rechtsseitiger Hälfte ich zweimal in 6 Fällen den Nierengang oberflächlich gelegen fand, wird nach hinten immer ansehnlicher, die beiden Nieren liegen auseinander. Es endigt dieser Abschnitt nicht gleich mit der dicken, entweder von rechts nach links oder von links nach rechts schiefgestellten Brücke, sondern vorher sich verschmälernd etwas hinter der Brücke. In diesem letzten Teil liegen die Nierengänge schon oberflächlich und ziehen auch so weiter in den hinteren Teil des dritten Abschnittes. Dieser ( $\beta$ ) erscheint gemindert, und zwar mehr auf der rechten als der linken Seite. Rechts sieht man kleine, ungleich große, voneinander getrennte, nicht ganz segmental angeordnete Lappen von innen in den Nierengang münden, indessen links die Lappchen, obgleich von innen voneinander abgegrenzt, fest beisammen liegen. Es können sich infolge der Verminderung die beiden Nieren hier medianwärts nicht berühren, dies erfolgt erst am Endstück, etwas von der Harnblase, doch ist die Niere auch hier gering.

Die rechte Kardinalvene ist viel mächtiger als die linke. Hinter der Brücke erfolgt die erste Querverbindung zwischen den zwei hier gleich weiten Venen, eine oder zwei andere folgen darauf, bis dann schließlich die beiden Venen, sich miteinander vereinigend, am Endstück der Niere dorsalwärts biegen.

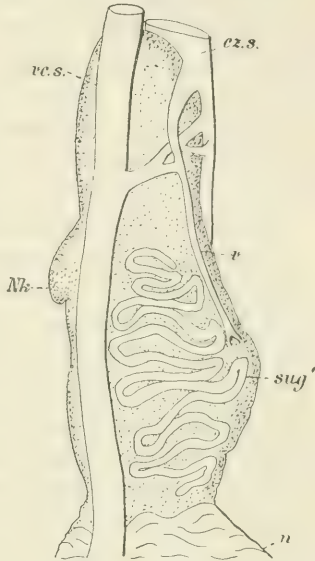


Fig. 8. *Gobio fluviatilis*. Der erste linke Nierenabschnitt von der ventralen Seite. *NK* Rudiment des großen MALPIGHI'schen Körperchens; *sug'* das nach vorne und hinten geschlossene, aber noch hohle vordere Ende des Nierenganges; *n* aktive Niere; *vc.s* Vena cardinalis sinistra; *vz.s* Vena azygos sinistra; *v* Venenast.

Aus dem Verhalten der beginnenden Zustände bei den Cyprinoiden, dann noch mehr aus jenem von Gobio erklärt sich konvergenterweise das Verhalten bei Plectognathen. Für Diodon und Tetrodon, aber auch für Pediculaten hat schon HYRTL angegeben, daß diese bloß eine „Kopfniere“ besäßen. Später ist die gleichlautende Angabe HYRTLs für einen Gadiden, nämlich Merluccius, durch EMERY (4) bestätigt worden.

Bei einem *Tetrodon cutaneus*, der sich jedoch für die mikroskopische Untersuchung nicht mehr eignete, habe ich diese Angaben in gewissem Sinne richtig gefunden. Es ist bei ihm die ganze aktive Niere (Fig. 18) auf den postcardialen Körperabschnitt zusammengezogen; von da an zieht der Nierengang (*sug*) ohne jeden Nierenanhang glatt bis zur großen Harnblase (*hb*). Allein die Auffassung, daß sich in dieser aktiven Niere der erste Nierenabschnitt, die sog. Vor- und Kopfniere, erhalten hätte, ist unrichtig. Diese findet sich vielmehr als geringes Rudiment (*I*) am vorderen schmalen Ende der aktiven Niere, während diese ventralwärts einen mächtigen verästelten Sammelgang zeigt, der dann weiter nach vorne sich in das Nierengewebe versenkt, um dann medianwärts neben der jederseitigen Kardinalvene als Nierengang zum Vorschein zu kommen. Schon darum kann es sich nicht um den ersten Nierenabschnitt handeln, denn dieser besitzt nie einen verzweigten Gang. Vielmehr ist diese Nierenform aufzufassen als eine, die sich konvergenterweise aus einer gobioartigen Niere weiterentwickelte, wobei der ganze Endabschnitt der Niere eingebüßt wurde.

### C. Allgemeine Betrachtungen.

Bevor ich die Teleostierniere auf ihre Phylogenie hin besprechen möchte, halte es für erforderlich, die Nierenform der Gobiesociden nach den Erörterungen GUITELS in Kürze zu wiederholen.

Nach ihm erhält sich bei Gobiesociden, wie schon EMERY für andere Teleostier, wie *Fierasfer* und *Zoarces*, feststellte, der vorderste Abschnitt des Nierenorganes, die „Vorniere“ oder unser erster Abschnitt auch bei dem geschlechtsreifen Tier funktionsfähig. Er besteht aus einem großen, frei nach innen liegenden MALPIGHISCHEN Körperchen, das durch einen Stiel mit dem übrigen, in dem 2.—4. postcardialen Segment gelegenen Teil der „Vorniere“ verbunden

ist. Dieser letztere ist im allgemeinen von langer und schmaler Form bei *Lepadogaster Gouanii*, *microcephalus* und *bimaculatus*, hammerförmig quergedehnt — wie ich hinzufügen möchte, gleich jener der Forelle oder, wegen des jedesmaligen großen Abstandes zwischen den beiderseitigen, mehr der von *Lucioperca* — bei *Lepadogaster Candollii*. Der Stiel des großen MALPIGHISCHEN Körperchens ist der Beginn des „Urnierenganges“ und beschreibt oft schon bis zum ersten Nierenabschnitt mehrere Windungen, dort aber angelangt, biegt er in einen absteigenden, vielfach sich schlängelnden Schenkel, der, ungeachtet dessen, ob er weit aus dem Bereiche des ersten Abschnittes medianwärts, entlang dem zweiten Abschnittes hinzieht (*L. Gouanii*) oder im Bereich des ersten Abschnittes verbleibt, zahlreiche Windungen beschreibt, um dann in den aufsteigenden Schenkel umzubiegen. Dieser, gerade verlaufend, geht am kopfwärtigen Ende des ersten Abschnittes in den Nierengang über.

Es besitzt der große Nierengang bis zur Endmündung baumförmig verzweigte Ausbuchtungen, die, wie ich hinzufügen möchte, bei der großen Tätigkeit des Ganges anderer Knochenfische aus dem Prinzip der Flächenvergrößerung sich erklären lassen. Diese Ausbuchtungen sind mit den Nierenkanälchen nicht zu verwechseln.

Zwischen dem ersten Abschnitt und der übrigen, in Lappen sich gliedernden Niere befindet sich bei den verschiedenen Arten, wie die photographisch gewonnenen Abbildungen GUTTELs schon deutlich zeigen, ein verschieden langes Zwischenstück, auf das zwar GUTTEL kein größeres Gewicht legt, welches ich aber als den zweiten Nierenabschnitt deute. In diesem Stück beschreibt der Autor keine Harnkanälchen, und folglich waren auch keine MALPIGHISCHEN Körperchen hier vorhanden. Hierauf folgt die metamer gegliederte „Urnieri“, deren Metamerie von vorne nach hinten an Deutlichkeit einbüßt und bei manchen Formen, wie bei *L. bimaculatus*, durch Massenzunahme völlig schwindet, doch sind diesbezüglich große Schwankungen von der segmentalen und schmalen Form mit Uebergängen auch bei dieser Art vorhanden. In den Segmenten der Urnieri finden sich nur wenige Harnkanälchen — an ihrem Ende gegabelte erwähnt GUTTEL nicht — die, sich zuvor verschmälernd, mit MALPIGHISCHEN Körperchen enden; solche können aber auch an manchen fehlen und sollen bei *L. Gouanii* und *microcephalus* überhaupt an allen Harnkanälchen fehlen (?).

EMERY unterschied an der Niere von *Fierasfer* deutlich unsere



drei Abschnitte, den ersten, seinen kopfwärtigen, den zweiten, seinen dorsalen, und den dritten, seinen unpaaren, hinteren und er war ja auch der erste, der das Intätigkeitsbleiben des ersten, der „Vorniere“, bei manchen Formen, nämlich *Fierasfer* und *Zoarces* feststellte. Es läßt sich aber immerhin aus EMERY'S Angaben nicht gut ersehen, wie weit der zweite Abschnitt zur Geltung kommt.

Anknüpfend an diese Beobachtungen mit Hinzuziehung des Befundes bei Anderen läßt sich hier somit ein bestimmter Nierentypus am geschlechtsreifen Tiere feststellen. Das Stadium vor uns ließ sich als das holotypische bezeichnen. Damit soll selbstverständlich nicht gesagt werden, daß wir es mit einem abgeschlossenem oder nicht anschließendem Vorgange zu tun haben. Im Gegenteil. Es zeichnet sich aber diese Entwicklungsrichtung der Teleostierniere, die möglicherweise auch andere zur Zeit unseres jetzigen Wissens noch unbekannte Abzweigungen besitzt, durch gewisse eigenartige Wege aus. Es sind diese gekennzeichnet durch das Erhaltensein des ersten Nierenabschnittes und durch das eigenartige Vorrücken der aktiven Niere. Ein zweiter Nierenabschnitt, als mehr oder weniger rudimentäre Strecke, ist schon aus dem Larvennierenorgan des Fischchens vorauszusetzen; darauf weisen doch die Zustände bei den geschlechtsreifen Gobiesociden hin. Das mehr oder weniger segmental angeordnete Nierengewebe in dem dritten Abschnitt zeigt zwar keine ausgesprochene Tendenz zu einer massenhaften Entfaltung, doch ist das Bestreben nach aktivem Nierengewebe vorhanden, was dadurch erreicht wird, daß im zweiten Abschnitt neues aktives Gewebe auftritt und dieser Abschnitt als rudimentäres Stück damit verschwindet. Es ist dies dann die Wiederkehr auf primäre Zustände. Daß aber das aktive Gewebe an Ort und Stelle sich entfaltete, dies geht daraus hervor, daß der Nierengang nicht etwa wie bei dem Vorwachsen des hinteren Nierenabschnittes der Cyprinoiden durch einen neuen Zweigang ersetzt wird. Erhält sich doch dann auch manchmal noch der erste Abschnitt zeitlebens in voller Tätigkeit. Es zeichnet sich dann das ganze Nierenorgan durch eine gewisse Gleichmäßigkeit anderen Teleostiernieren gegenüber aus, weshalb vielleicht für diesen Zustand die Bezeichnung holotyp geeignet wäre.

Bei noch größeren funktionellen Anforderungen an die Niere aber erfolgt eine massigere Entfaltung zwar entlang der ganzen aktiven Niere, aber am meisten an deren hinterem Abschnitt, und dies scheint den ersten Abschnitt überflüssig

zu machen, weshalb dieser zwar, was das große MALPIGHISCHE Körperchen betrifft, rudimentär wird, doch das vordere Ende des Nierenganges aktiv und in vollem Zusammenhange mit dem anderen Teil des Ganges sich erhält. Diese veränderte Holotypie zeigt sich bei *Gasterosteus*.

Aus der gemeinsamen Larvenniere, wie wir sie bei *Salmo* von Ganoiden-Ahnen ererbt erhalten finden, und die eine allgemeine Bedeutung für die Teleostier hat, können sich aber auch andere Zustände entfalten.

Und dies ist wohl ein Zustand, der der Holotypie vorausging, denn er ist eigentlich in der Larvenniere selbst gegeben und besteht in der Uebernahme der Funktion durch den dritten Abschnitt, wozu sich dann nachher das Rudimentärwerden des ersten Abschnittes gesellt, der aber als Erinnerung daran, daß er noch vor nicht so langer Zeit bestand, auch im rudimentären Zustande sich massig erhält. Mit ihm degeneriert auch der zweite Abschnitt vollständig, wie wir diese opisthotypen Entwicklungsformen bei den Salmoniden, bei *Lucioperca* und *Esox* antrafen.

Dabei sahen wir gerade hier, daß die einzelnen Typen in derselben Abteilung bestehen können, wofür *Lucioperca* und *Perca* ein Beispiel abgeben, allerdings nicht vergessend, daß die Opisthotypie bei den Knochenfischen das Ursprüngliche war und sich auch in der Larvenniere zeigt.

Von der Opisthotypie leiten sich aber auch die eigenartigen Zustände der Cyprinoiden ab, denn, abgesehen von der schon weit vorgeschrittenen Vermehrung des Nierengewebes an der Brücke, steht das Nierenorgan von *Cyprinus auratus* noch nahe genug der Opisthotypie. Hier nun entfaltet sich der zweite Nierenabschnitt nicht wieder aus sich heraus, sondern wird, bei höherer, wohl durch die Art der Nahrung gestellter Forderung an das Nierenorgan, durch je einen sekundär entfalteten Lappen des zweiten Abschnittes überwuchert, wobei dieser Prozeß bei *Cyprinus carpio* noch im Gange ist, bei anderen Vertretern aber längst überstanden wurde und nur dadurch, daß der hintere Nierenabschnitt bis zum Rudimente des ersten Abschnittes gelangt, als abgeschlossen zu betrachten ist. Nach Abschluß aber stellt sich dann eine gewisse Gleichmäßigkeit in der ganzen aktiven Niere ein, es wird ein holotyper Zustand in anderer Weise wie in den obigen Fällen erreicht. Da in diesem Zustand der erste Beginn der massigen Nieren-

entfaltung von dem vorderen Teil des dritten Abschnittes ausgeht, so ließe sich dieser Zustand als der prototype bezeichnen.

Nicht nur den Teleostiern, sondern auch ihren Ahnen, den Ganoiden, von denen sie es ja ererbt haben, ist die Larvenniere, bestehend aus dem ersten, zweiten und einem dritten Abschnitt, eigen. Außerdem findet sie sich auch bei den Cyclostomen unter den Ichthyden, nicht aber bei den Selachiern. Der gemeinsame Zustand war aber ein solcher, wie ihn die Selachier noch ontogenetisch aufweisen.

Was speziell das Verhalten des kopfwärtigen Endes des Nierenorganes jüngerer Selachier (denn über das Nierenorgan der Notidaniden liegen keine Beobachtungen vor) betrifft, so gelaugt eine bei verschiedenen Formen verschieden große Zahl von Nierensegmenten, 3—10, nie zur vollen Entfaltung, sondern bloß zur Anlage. Diese werden als die „Vorniere“ bezeichnet. Zu einer Vorniere im Sinne des ersten Abschnittes des Ganoiden-Teleostier-Nierenorganes kommt es aber nie, sondern diese ganze „Vorniere“ bleibt rudimentär, indem sie noch während der Ausbildung Rückbildungserscheinungen aufweist. Daß aber aus solch einer, dem Verfall längst schon unter den Selachiern preisgegebenen Anlage bei ungemein weit sich abgezweigten Abkömmlingen der Selachier wieder ein, wenn auch larval funktionierendes Organ, wie die sog. Vorniere der Ganoiden wurde, erscheint direkt ausgeschlossen und das gleiche gilt auch noch mehr für die Amphibien. Außerdem aber ist die „Selachiervorniere“ auch innerhalb der Abteilung nichts Gleichmäßiges, dies geht aus der verschiedenen, in sie aufgehenden Segmentzahl bei den verschiedenen Formen hervor, sondern sie ist das vorderste, rudimentär gewordene Ende des Nierenorganes, dem sich immerfort andere, hintere, rudimentär werdende Nierensegmente anschließen. Daraus folgt aber zweierlei: erstens, daß die „Vorniere“ der Selachier sich immerfort von der Urniere aus ergänzt und folglich dieser gegenüber nichts Besonderes darstellt, sondern bloß ihr vorderstes Ende ist, zweitens aber, daß es ein kopfwärtigeres Stück als die „Ganoidenvorniere“ ist. Die „Selachiervorniere“ vererbt sich nicht mehr auf die Ganoiden, sondern diese entfaltet sich aus einer weiter nach hinten gelegenen Zahl von „Urnierensegmenten“, während die „Selachiervorniere“ mit Ausnahme der Tube nur noch als erster großer Suprarenalkörper erhalten bleibt, worauf ich schon früher hingewiesen habe (10).

Der Prozeß der weiteren Vorwärtswanderung von ganzen Körper-



segmenten, der ja diese Anschoppung und die damit verbundene Rückbildung von Nierensegmenten bei den Selachiern hervorrief, ist mit diesen aber noch nicht abgeschlossen. Denn abgesehen davon, daß — wie schon weiter oben darauf hingewiesen ward — die „Vorniere“ von *Acipenser* aus 5—6, indessen bei *Lepidosteus* aus 5, bei *Amia*, gleich wie bei *Salmo*, aber aus 4 Segmenten hervorgeht, wurde in vorliegender Arbeit auch das Einrücken weiterer hinterer Nierensegmente in den ersten Nierenabschnitt nachgewiesen. Es gehen nach BEARD vor dem Vornierenwulst Abschnitte bei *Lepidosteus* noch vor der Entfaltung der „Vorniere“ zu Grunde, die wohl die Reduktion von 6 Segmenten bei *Acipenser* auf 5 bei *Lepidosteus* erklären, nicht minder die weitere Reduktion bei *Amia* und *Salmo*. Es bestand bei dem *Salmo*-embryo der erste Nierenabschnitt aus 4 Querkänälen, vom großen Nierenkörperchen abgesehen, wozu bei der Larve noch 4 hintere hinzukommen. Der Prozeß der Vorwärtsverschiebung besteht somit weiter.

Daraus geht aber auch hervor, daß die ROSENBERGSche Bezeichnung „Vorniere“ keine bestimmte ist, denn sie bezeichnet verschiedene metamere Teile des Nierenorganes als gleichwertig. Es läßt sich bloß sagen, daß in dem embryonalen und später in dem larvalen Leben in beiden aus derselben Ursache ein höheres Erfordernis an das Nierenorgan gestellt wird, was die höhere Entfaltung des vorderen Nierenabschnittes bedingt. Dies wohl darum, weil der hintere Nierenabschnitt, für höhere Entfaltung im späteren Leben berufen, für die Bildung nur zeitlicher Einrichtungen den geeigneten Boden nicht abgeben kann. Durch das Larvenleben bedingt, kommt jene Entfaltung aber nur dort zur Geltung, wo jenes Leben besteht, also bei Ganoiden, Teleostiern, Cyclostomen und Amphibien, nicht aber bei Selachiern, wo durch den Dotterreichtum ein Larvalleben überflüssig wird. Es ist dies eine Auffassung, die bekanntlich zuerst 1881 durch SEDGWICK (21) ausgesprochen und später durch FIALD weitere Begründung erfuhr (2). Auch betonten beide die Einheitlichkeit der ganzen Nierenorgane.

Ueberall besteht die larvale Niere in der Entfaltung des ersten und dritten Nierenabschnittes bei gleichzeitiger Verkümmernng des zweiten.

Dieser auf phyletische Zustände gegründeten Auffassung gegenüber wird die RÜCKERTSche, die in der „Vorniere“ ein von der „Urnier“ morphologisch verschiedenes Organ sieht,

weil erstere eben durch eine Ausstülpung eines Somiten entsteht, die „Urnieren“ aber durch eine Umwandlung eines dem Somiten benachbarten Abschnittes in die Anlage eines Urnierenkanälchens, aber keinen Fortschritt bedeuten und eben wegen der rein ontogenetischen Begründung. Oder soll vielleicht der Umstand, daß die „Urnieren“ später entsteht, einen triftigen Grund für die Trennung beider Nierenteile bedeuten? Jene spätere Entfaltung wird ja erklärlich in Anbetracht der von Anfang an bestehenden Früherentwicklung kopfwärtiger Somite beim Embryo und eben durch die larvalen Bedürfnisse bei vielen Formen. Damit kommen wir aber zu einem anderen Einwand RÜCKERTS (19). Es betrifft dieser nämlich die Tatsache, daß in späteren Stadien in der „Vornierengegend“ Rudimente von „Vornierenkanälchen“ sich zeigen. Beweist dies aber etwas anderes, als daß hintere Segmente weiter kopfwärts sich verschieben? Außerdem ist der Nierengang immer einheitlich!

Etwas entschieden Bestechliches hat die Auffassung WIEDERSHEIMS (26) für die Trennung der „Vorniere“ von der „Urniere“ in der Annahme, daß bei Reptilien nahren sich die Vorniere durch die ganze Leibeshöhle hindurch erstreckt haben soll. Allein ist diese Annahme durch irgend etwas begründet? Vielleicht durch die von SEMON (24) später gemachten Befunde, daß „Vor- und Urnieren“ bei Ichthyophis in allen bis zum After reichenden Segmenten nebeneinander, Urnierenkanälchen dorsal von denen der Vorniere liegen? Ist aber für diese letzteren etwa bewiesen, daß sie tatsächlich Vornierenkanälchen seien? Sie kommen unter anderem auch bei Teleostiern vor, — jene oben beschriebenen ventralen, rudimentären — besitzen aber keine allgemeine Verbreitung und können, wie ich darauf noch weiter unten zurückkommen werde, auch anders gedeutet werden. SEMON sagt ja selbst, daß jedes Nierensegment bloß eine zweite, höher entfaltete Generation von Vornierensegmenten sei, und damit wäre eigentlich die Einheitlichkeit des Nierenorganes zugestanden. In diesem Sinne pflichte ich SEMONS wohldurchdachter Auffassung gern bei, nicht aber bezüglich des einstigen Bestehens einer Vorniere.

Im großen und ganzen schließt sich auch PRICE in seinen Studien über *Bdellostoma* (17) der SEDGWICKSchen Auffassung an, und von ihm rührt auch die Bezeichnung *Holonephros*.

FELIX (6) vertritt die Auffassung, daß das ganze Vornierenorgan sich einstens der ganzen Leibeshöhle entlang erstreckte, also

im SEMONSchen und RÜCKERTSchen Sinne, und dann doch durch die Urniere ersetzt ward, denn die Tatsache, „daß Vornierenkanälchen in gleichen Segmenten nebeneinander vorkommen“, widerlege die Auffassung eines Holonephros. Und gerade dieser Punkt ist es, auf dessen Erörterung ich mich hier zum Schlusse einlassen möchte, wozu die Zustände bei den Knochenfischen geeignet zu sein scheinen.

Den Beginn mache ich mit dem uns bekannten ursprünglichsten Zustand, wie ihn Selachier noch ontogenetisch aufweisen und dies uns C. RABL rekonstruierte.

Es besteht da die Urniere aus segmental angeordneten Harnkanälchen, die in den primären Harnleiter münden und die mit einem Trichter, dem späteren Flimmertrichter, in das einheitliche Cölom sich öffnen. Dies ist ein ontogenetisches Stadium, aus dem direkt jenes phyletische der Harnkanälchen mit MALPIGHISchem Körperchen, Innen- (in die BOWMANSche Kapsel mündenden) und Außentrichter in das einheitliche Cölom sich nicht ableiten läßt, und darum müssen wir entweder annehmen, daß jedes frühere, nun mit dem Mündungsende zum primären Harnleiter vereinigte Querkänälchen (Harnkanälchen) zwei Außentrichter besaß — wie denn beim Amphioxus tatsächlich mehrere vorkommen — oder eine Spaltung des ursprünglichen Außentrichters voraussetzen, denn jenes Stadium, in welchem das Urnierenbläschen besteht, wird kaum als primär betrachtet werden können; es handelt sich hier vielmehr um eine cänogenetische Anlage. Mir scheint die erste Möglichkeit in Anbetracht der Amphioxuszustände heute für annehmbarer, und ich erblicke in dem oben angeführten ontogenetischen Zustande bereits ein cänogenetisches Stadium, in welchem der Glomerulus im SEMONSchen Sinne bereits mit dem Innentrichter in die Kanälchenanlage einbezogen ward. Es entfaltet sich dann nach der Aufwindung des Querkänälchens der Glomerulus mit der BOWMANSchen Kapsel, als abgeschnürter Cölomabschnitt, und mit dem Innentrichter, von dessen Stiel der Außentrichter abgeht. Dieses phyletische Stadium ist indessen nicht mehr erhalten, es müßte denn sein bei Notidaniden, sondern im erhaltenen Stadium, wie ich es für Acanthiasembryonen darstellte (10), finden sich hier metamer angeordnet sechs Kanälchen in einen Sammelgang mündend mit ebensovielen MALPIGHISchen Körperchen, von welchen Kanälchen nur eins, das hinterste, noch einen Innentrichter aufweist. Ob diese sekundären Kanälchen nur durch Sprossung



aus dem Sammelrohre entstehen, oder aus solchen Sprossungen aus dem primären Harnleiter sich entfaltend, mit ihren Mündungsstücken später verwachsen, wissen wir nicht, so weit reichen unsere Kenntnisse der Ontogenese leider nicht. Mag dem aber sein, wie ihm wolle, so viel steht fest, daß eine sekundäre Vermehrung schon hier einsetzt, wobei allerdings auch in den Supra- oder Interrenalkörperchen Produkte gegeben sind, deren Abstammung von rückgebildeten Nierenteilen durchaus möglich und heute nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Freilich wäre zu erwägen, ob es sich hier nicht um große Zwischensegmente handelt, denn so paradox dies auch scheinen mag, ganz ignorieren läßt sich die Sache doch nicht. Damit wäre aber durchaus nicht gesagt, daß diese Segmente älteren phyletischen Datums wären, als die erhaltenen.

Wenn wir nun einen Schritt weiter tun hinüber zu den Ganoiden, so fragt es sich in erster Linie bei Berücksichtigung der gesamten Organisationsverhältnisse dieser und der Selachier: sind wir berechtigt, die Ganoiden von den ältesten Squaliden abzuleiten, oder sollte dies eher anknüpfend an pentanche Haie geschehen? Da sind vor allem die Zahl der Kiemenspalten und die Umwandlungen der ersten Kiemenbogen (Anschluß des Kieferapparates durch das Hyomandibulare an das Cranium) maßgebend, und diese lassen den Anschluß nur an pentanche Haie zu.

Damit will ich aber bezüglich des Nierenorganes nur sagen, daß die Urniere der Ganoiden nicht bloß aus einfachen metameren Querkänälen abzuleiten ist, sondern daß eine größere Zahl solcher in jedem Segment der Ganoiden nahren mit Rücksicht auf Acanthiaszustände durchaus eine Voraussetzung ist. Die ontogenetischen Zustände dürfen eben nicht ohne Rücksicht auf phyletische verwertet werden, was aber bezüglich der Nierenfrage nur zu reichlich geschah.

Fassen wir aber diese Möglichkeit ins Auge, so dürfen wir kaum in ontogenetischen Rudimenten der Ganoiden und Teleostier — ich möchte bei diesen bleiben — sogleich ein, vor der Urniere bestandenes älteres Nierenorgan voraussetzen, diese können ja auch von reinen Urnierenteilen herrühren.

Es wird vielfach betont, daß die „Vornierenkanäle“, wenn auch nicht immer, doch öfter sich vor der Ausbildung des Sammelganges und nicht aus dem Nierengange entwickeln, während

Urnierenkanälchen stets nach Ausbildung des Harnleiters entstehen, und daß die „Vornierenkanälchen“ nie die Entfaltung des Urnierenkanälchens erreichen. Damit ist ja allerdings der Nachweis erbracht für das Aeltersein ersterer, allein können wir denn annehmen, daß die 6 Nierenkanälchen des *Acanthias* auf einmal aufgetreten wären? Und wenn dann das Nierenorgan der Ganoiden aus *acanthias*ähnlichen Stadien entstanden wäre, wobei die 5 sekundären Kanälchen dieser bei Ganoiden nicht mehr zur Funktion gelangen, können wir da verlangen, daß beide, bleibende und vergängliche, gleichen Schritt in der Entwicklung einhalten? Ich für meinen Teil habe bei *Salmo* die Kanälchen, ob rudimentär oder nicht, stets aus dem Nierengange sprossen sehen, und dieser Modus wurde auch schon von anderen betont; doch sollte dem auch anders sein, so wäre das ja leicht erklärlich aus der Ueberlastung des Nierenganges mit der Nierenfunktion in der embryonalen und larvalen Periode.

Jedenfalls möchte ich die vergänglichen Querkänälchenanlagen nach diesen Erwägungen nicht als Ueberbleibsel einer einstigen Vorniere betrachten, und darum ist das Zugeben des Vorhandenseins solcher Kanälchen gleichzeitig mit bleibenden in der Urniere von seiten *FIELDS* noch durchaus nicht als Aufgeben seines Standpunktes bezüglich des Holonephros, wie *FELIX* meint (5, p. 411), zu bezeichnen. Rudimente treten noch auf — ich leite das genannte „pseudolymphoide“ Gewebe, sowie die Interrenalkörper von ihnen ab — ohne daß sie vor den bleibenden Teilen bestanden hätten, und neue Teile, die Sprossen am bleibenden Querkänälchen, bedeuten eher vermehrte Funktion desselben Nierenorganes.

Auch den einheitlichen großen Glomus in dem großen Nierenkörperchen des ersten Nierenabschnittes möchte ich nicht als etwas für die „Vorniere“ Bezeichnendes betrachten, er ist eben aus mehreren durch Verwachsung entstanden, wie denn seine *BOWMAN*-sche Kapsel auch durch Schwund der Zwischenwände mehrerer solcher Kapseln entstand und welcher Prozeß an dem dritten Nierenabschnitt zwischen den fest aneinanderliegenden *MALPIGHI*-schen Körperchen des *Ammocoetes*, wie ich dies auch aus eigener Erfahrung weiß, heute noch besteht, wobei manche Nierenkörperchen auch 3 Innentrichter aufweisen.

Speziell die Betrachtung der Teleostierniere hat hier ergeben, daß diese ein einheitliches Organ darstellt mit begonnener embryonaler Funktion. Sie besteht aus einem ersten Abschnitt mit dem großen *MALPIGHI*-schen Körperchen und dem Nierengang,

wobei an ersterem noch 4 rudimentäre Segmentkanälchen sich beteiligen und der Nierengang durch das Auftreten eines Querkänälchens mit Nierenkörperchen in der Höhe des 12. und 13. Muskelmetamers sich als *Embryonalniere* erweist. Dieses Stadium bezeichnet dann den weiteren Weg der Entfaltung, indem die drei Abschnitte des Holonephros sich auch im Larvenleben als solche erkennen lassen. Es entstehen mit Ausnahme des ersten Abschnittes entlang der ganzen Länge des Nierenganges dorsale und ventrale metamere Querkänälchen, wobei die ventralen als auch die dorsalen nur im dritten Nierenabschnitt zur vollen Entfaltung gelangen. Dies besteht in der Verlängerung des Querkänälchens, das in beiden Fällen von dem Nierengange aus sproßt, und der Entfaltung eines MALPIGHISCHEN Körperchens am freien Känälchenende. Zu Peritonealtrichtern kommt es nirgends mehr, auch zu ihrer Anlage nie. Eine starke Wucherung aus den rudimentären Querkänälchen füllt die Nierenkapsel aus, in der die aktiven Teile gelegen sind, und dies Gewebe ist dort am üppigsten, wo eben die rudimentären Bildungen am zahlreichsten sind, nämlich im ersten und zweiten Nierenabschnitt.

Im ersten Nierenabschnitt windet sich der Nierengang jetzt mehr als ehemals, und es gesellen sich kopfwärtige Teile aus dem früheren zweiten Abschnitt, nachweislich 2 Segmente, ihm zu. Im dritten Abschnitt entfalten sich neben den metameren, lateralen Nierenkörperchen nun auch mediane, nicht mehr metamere, womit die Metamerie die erste Störung erfährt. So die Larvenniere.

Aus dieser Larvenniere entfalten sich dann bei dem erwachsenen Tier verschieden modifizierte Zustände. Entweder erhält sich der aktive Teil des ersten Abschnittes als solcher zeitlebens oder er rückbildet sich bis auf sein Rudiment. Dabei bleibt im letzten Teil der zweite Abschnitt auch rudimentär, während der dritte weiter wuchernd, damit mehr weniger dysmetamer wird. Es erfolgt seine Vermehrung stets durch Knospung von Gabelästen an dem Erstlingsharnkanälchen. Dies ist das primärste Verhalten der bleibenden Niere, die opisthotypische Niere der Knochenfische von animaler Nahrung. Bei vorwiegender Pflanzenkost entfaltet sich von hinten nach vorne zu die aktive Niere bis zum Rudiment des ersten Abschnittes, das Rudiment des zweiten verdrängend; es ist dies die prototypische Teleostniere. Im Falle, daß der erste Nierenabschnitt sich erhält, regeneriert sich allem Anscheine nach der zweite Abschnitt, ohne daß dabei eine Wucherung am dritten



sich einstellen würde. Aber auch in diesem holotypen Falle kann der erste Abschnitt teilweise sich rückbilden, nämlich das große MALPIGHISCHE Körperchen, während das vordere Ende des Nierenganges erhalten bleibt, dabei aber die aktive Niere an aktiven Teilen gewinnt. Es ist somit unverkennbar, daß zwischen dem ersten und dritten Abschnitt der Urniere, denn diese Bezeichnung ist völlig berechtigt, ein korrelatorisches Verhältnis besteht. Im extremsten Falle bei Plectognathen wandert der dritte Abschnitt ganz nach vorne, indem sein hinterer Teil völlig vergeht, welcher Weg durch Gobio angedeutet ist.

In jedem Falle gelangt der kaudalste Abschnitt der Urniere, welcher bei Selachiern und Amphibien den Metanephrosteil abgibt und der bei den Amnioten zur bleibenden Niere wird, bei den Teleostiern teilweise zur Rückbildung und erhält sich dann nur als Postrenalkörper, während der vordere Teil in die aktive Niere miteinbezogen wird.

Die Bezeichnung Urniere halte ich, wie gesagt, für durchaus gerechtfertigt, denn sie ist der Inbegriff des ganzen Nierenorganes, sie spielt ihre Rolle in ihrem vorderen Teile erst aus, wenn aus ihrem hintersten Teile sich bei Amnioten der Metanephros (sog. bleibende Niere) entfaltet hat, und es kommt ihr dann eine phyletisch gleich hochwertige Rolle zu, wie der Chorda dorsalis, mit dem Unterschiede, daß sie im Metanephros weiterlebt.

Heidelberg, im Mai 1908.

---

### Literatur.

- 1) BALFOUR, F. M., On the nature of the organ in the adult Teleosteans and Ganoids etc. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XXII, 1882.
- 2) BEARD, J., The pronephros of *Lepidosteus osseus*. Anat. Anz., Bd. X, 1894.
- 3) EMERY, C., Fierasfer, Studi intorno alla sistematica, l'anatomia et la biologia delle specie mediterranee di questo genere. Accad. Lincei, Anno 1880.
- 4) — Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Biolog. Centralbl., Bd. I, 1881.
- 5) FELIX, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anatom. Hefte, Bd. VIII, 1897.
- 6) — Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. In O. HERTWIGS Handbuch der vergleich. u. experim. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Bd. III, erster Teil, 1904.
- 7) FIELD, H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. Mus. Comp. Zoolog. Harvard Coll., Vol. XXI, 1891.
- 8) FÜRBRINGER, M., Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane. Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1878.
- 9) GUITEL, F., Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiésocidés. Arch. d. Zoolog. expér. et génér., 4<sup>e</sup> Série, T. V, 1906.
- 10) HALLER, R., Ueber die Urnieren von *Acanthias vulgaris*. Ein Beitrag zur Kenntnis sekundärer Metamerie. Morphol. Jahrb., Bd. XXIX, 1901.
- 11) HYRTL, J., Das uropoëtische System der Knochenfische. Denkschr. d. Wiener Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., Bd. II, 1851.
- 12) JUNGENSEN, F. E., Die Embryonalnieren des Störs. Zoolog. Anz., Bd. XVI, 1893.
- 13) — Die Embryonalnieren von *Amia calva*. Ebenda, Bd. XVII, 1894.
- 14) — Ueber die Urogenitalorgane von *Polypterus* und *Amia*. Ebenda, Bd. XXIII, 1900.
- 15) LEBEDINSKY, J., Ueber die Embryonalnieren von *Calamoichthys calabaricus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.

- 16) PARKER, W. N., On the kidney of Teleostei. Rep. Brit. Ass. Meeting, LII, 1882.
  - 17) PRICE, G. A., A further study of the development of the excretory organs in *Bdellostoma Stouti*. Journ. of Anat., Vol. IV, 1904.
  - 18) RABL, C., Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Morphol. Jahrb., Bd. XXIV, 1896.
  - 19) RÜCKERT, J., Ueber die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Jahrg. 1888.
  - 20) SALENSKY, W., Recherches sur développement du Sterlet (*Acipenser ruthenus*). Arch. d. Biolog., T. II, 1881.
  - 21) SEDGWICK, A., On the early development of the ant. part of the Wolffian duct and body in the chick etc. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XXI, 1881.
  - 22) SEMON, R., Notiz über den Zusammenhang der Harn- und Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morphol. Jahrb., Bd. XVI, 1891.
  - 23) — Das Exkretionssystem der Myxinoideen in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Festschr. für GEGENBAUR, Bd. III, 1896.
  - 24) — Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere. Anat. Anz., Bd. V, 1890.
  - 25) SEMPER, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. a. d. Zoölog. Inst. zu Würzburg, Bd. II, 1895.
  - 26) WIEDERSHEIM, R., Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890.
  - 27) SACHS, C., Untersuchungen am Zitteraal. Bearbeitet von E. DU BOIS-REYMOND. Zentralnervensystem von G. FRITSCH. Leipzig 1881.
  - 28) ZIEGLER, H. E., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX, 1887.
-



### Tafelerklärung.

Allgemeine Bezeichnungen,  
die auch für die Textfiguren gelten.

<i>I</i> erster	} Abschnitt des Nierenorganes	<i>it</i> Innentrichter des großen Nierenkörperchens
<i>II</i> zweiter		<i>sb<sub>g</sub></i> Schwimmblasengang
<i>III</i> dritter		<i>sg</i> Sammelgang
<i>NK</i> großes Nierenkörperchen oder MALPIGHISCHES Körperchen		<i>oe</i> Oesophagus
<i>nk</i> gewöhnliches Nierenkörperchen		<i>sb</i> Schwimmblase
<i>sug</i> tertiärer Nierengang		<i>Ig</i> Endgang
<i>s</i> dessen erweiterter Abschnitt		<i>ao</i> Aorta
<i>kg</i> Gang des kaudalen Nierenabschnittes		<i>l</i> subvertebraler Lymphgang
<i>bl</i> Harnblase		<i>vc.d</i> rechte } Vena cardinalis
<i>ed</i> Enddarm		<i>vc.s</i> linke }
<i>t</i> Hoden		<i>vz.d</i> rechte } Vena azygos
<i>r</i> rudimentäres Segmentalorgan		<i>vz.s</i> linke }
<i>rnk</i> rudimentäres Nierenkörperchen		<i>vcö</i> Vena mesenterica
		<i>le</i> Leber
		<i>sg</i> sympathisches Ganglion
		<i>c</i> abgeschnürtes Cölon

### Tafel XXVIII.

Fig. 1. Embryonale Niere von *Salmo irideus* von der Bauchseite. 12, 13 ebensovielte Muskelsegmente.

Fig. 2. Niere eines 3,5 cm langen *Salmo irideus* von der Bauchseite. Die Abbildung ist nach einem Totalpräparate entworfen und die Nierenverhältnisse nach Quer- und verschiedenen geführten Längsschnittserien eingetragen.

Fig. 3. *Salmo irideus*. Das Rumpfvienensystem eines gleich großen Tieres, nach Schnittserien der Niere (grau) halbschematisch eingetragen.

Fig. 4. Vorderes Nierenende von *Salmo fario*.

Fig. 5. Niere von *Salmo fario*.

Fig. 6. Niere von *Esox lucius*.

Fig. 7. Niere von *Perca fluviatilis*.

#### Tafel XXIX.

Nieren großer Fische von der ventralen Seite. Rudimentärer erster Abschnitt grau, die aktive Niere gelb. Venen blau, Aorta grün. Auf die Größe des jeweiligen Nierenorganes wurde keine Rücksicht genommen, bloß auf die Größenverhältnisse der einzelnen Abschnitte. *b* Nierenbrücke.

Fig. 8. *Cyprinus auratus*.

Fig. 9. *Cyprinus carpio*. Der vordere Lappen des großen vorderen Teiles (*l*, *l'*) vom dritten Nierenabschnitt überwächst vorne den ganglosen, völlig rudimentären zweiten (*II*) Nierenabschnitt.

Fig. 10. *Tinca vulgaris*.

Fig. 11. *Barbus fluviatilis*.

Fig. 12. *Leuciscus argenteus*.

Fig. 13. *Gobius fluviatilis*.

Fig. 14. *Gasterosteus acul*.

Fig. 15. *Lucioperca sandra*.

#### Tafel XXX.

Fig. 16. *Gadus aeglefinus*. Niere von der ventralen Seite.

Fig. 17. *Lota fluviatilis*. Niere in der Leibeshöhle belassen.

Fig. 18. *Tetrodon cutaneus*. Niere von der ventralen Seite.

Fig. 19. *Perca fluviatilis*. Das Verhalten der Niere zum Pericard. Die gelbe Farbe diesmal ohne Rücksicht auf die einzelnen Nierenabschnitte verwendet. *pc* Pericard; *h* Vorder-, *h'* Hinterhorn des ersten Nierenabschnittes.

Fig. 20. *Amiurus nebulosus*. Niere in der Leibeshöhle belassen. *vc* Vena caudalis.

Fig. 21. *Anguilla vulgaris*. Niere von der Bauchseite.

#### Tafel XXXI.

*Salmo irideus*. Fig. 22—26 von einem alten Embryo, Fig. 27—28 von einem 3,5 cm langen Tier.

Fig. 22. Querschnitt durch den ersten Nierenabschnitt, gleich hinter dem großen Nierenkörperchen, so daß deren Kapsel (sog. Vornierenkammer) eben noch getroffen ist.

Fig. 23. Ebenso durch den zweiten Nierenabschnitt.

Fig. 24. Ebenso durch den dritten Nierenabschnitt.

Fig. 25. Stück aus einem horizontalen Längsschnitt aus dem dritten Nierenabschnitt.

Fig. 26. Querschnitt durch den sekundären Nierengang. D. folgt gleich auf Fig. 24.

Fig. 27. Dasselbe aus dem dritten Nierenabschnitt eines 3,5 cm langen Tieres.

Fig. 28. Ebenso durch ein Nierenkörperchen, an dessen Innentrichter ein zweites Nierenkörperchen sproßt.

#### Tafel XXXII.

Fig. 29. *Salmo irideus*. Sagittaler Längsschnitt durch das vordere Rumpfende eines noch mit Dottersack versehenen Tieres. *cr* Cranium, *kd* Kiemendarm, *vd* Vorderdarm, *h* Herz, *d* Dottersack, *n* Niere.

Fig. 30. *Salmo irideus*. Querschnitt durch den ersten Nierenabschnitt, inmitten des großen Nierenkörperchens eines 3,5 cm langen Tieres. *acö* Areteria coeliaca.

Fig. 31. *Salmo irideus*. Querschnitt durch den zweiten Nierenabschnitt eines 3,5 cm langen Tieres.

Fig. 32. *Salmo irideus*. Querschnitt aus der linken Hälfte des zweiten Nierenabschnittes eines 3,5 cm langen Tieres, um den Zusammenhang der Nierenvenen zu zeigen.

Fig. 33. *Salmo irideus*, 3,5 cm lang. Horizontaler Längsschnitt aus dem hintersten Ende des dritten Nierenabschnittes, die segmentweise Anordnung der äußeren Nierenkörperchen zeigend. 35—38 s. Muskelsegmente vom Hinterhaupt an gezählt.

#### Tafel XXXIII.

Fig. 34 und 35. *Salmo irideus*, 3,5 cm lang. Querschnitt durch das vordere (34) und durch das mittlere Stück (35) des dritten Nierenabschnittes. Auf Fig. 34 ist rechts ein Segmentalorgan, nach mehreren angrenzenden Querschnitten kombiniert, eingetragen. Venen blau, Arterien rot.



Fig. 36 und 37. *Salmo irideus*, 3,5 cm lang. Querschnitte durch das hintere Ende des dritten Abschnittes. Fig. 36 vor der Aufwärtsbiegung der Vena cardinalis dextra, Fig. 37 hinter dieser Stelle. Venen blau, Arterien rot.

Fig. 38. *Salmo irideus*, 3,5 cm lang. Querschnitt durch den dritten Nierenabschnitt, noch weiter hinten als auf Fig. 37. Venen blau, Arterien rot.

Fig. 39. *Esox lucius*. Horizontaler Längsschnitt durch die beiden ersten Abschnitte des Nierenorganes.

Fig. 40. *Cyprinus auratus*. Querschnitt durch den zweiten Nierenabschnitt.

---

## Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie.

Eine Entgegnung auf Dr. ADLOFFS Aufsatz: „Zur Frage der Konkreszenztheorie“ (Bd. XLIII, 1907, der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft).

Von

Prof. Dr. **Dependorf**, Leipzig.

---

ADLOFFS Kritik über meine Abhandlung: „Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie“ nötigt mich zu einer nochmaligen kurzen Besprechung und Verteidigung meiner Stellung zu dieser Theorie. Es haben sich durch ADLOFFS kritischen Bericht einige Unklarheiten in der Auffassung meiner Ansicht über den Wert der Konkreszenztheorie ergeben, die ich beseitigen muß.

Offenbar hat ADLOFF schon bei der Beurteilung der Tendenz meiner ganzen Abhandlung etwas allzusehr unter dem Eindruck der seiner Ansicht nach darin herrschenden „gewissen Unklarheit und Unsicherheit“ gestanden, da er meiner Arbeit Gegensätze und Anschauungen zu Grunde legt, die meinem Empfinden nach aus der gesamten Darstellung weder hervorgehen, noch von mir vertreten werden, und die ich auch keineswegs in dem gedeuteten Sinne vertreten wissen will.

Um mich vor einer weiteren unrichtigen Wiedergabe meiner Auffassung zu schützen, will ich in Nachstehendem meinen Standpunkt kurz präzisieren, behalte mir jedoch dabei ausdrücklich vor, zu gelegener Zeit eingehender auf die einzelnen Punkte zurückzukommen.

1) Es handelte sich meinerseits durchaus nicht um den Nachweis, daß die Konkreszenztheorie überhaupt falsch und somit zu verwerfen sei, sondern um den Nachweis, daß die bisherigen, als Tatsachen angeführten Beweise, zumal aber die Ansicht von ADLOFF, als einwandfreie Beweise nicht herangezogen werden können. Denn ich führte auf p. 543 meiner Abhandlung, Bd. XLII, 1907, wörtlich aus:

„Wenn ich nun gegen die Äußerungen von ADLOFF u. a. Stellung nehme, so geschieht das nicht in der Absicht, die Konkreszenz-

theorie zu verwerfen, sondern in der Ueberzeugung, daß sie in ihrer bisherigen Auffassung nicht haltbar ist, und die bislang angeführten Beweise keine Beweise für die Konkreszenztheorie sind.

2) Ich ging also lediglich davon aus, daß ADLOFFS Begründung mir nicht zusagt, vor allem aber davon, daß ich mich nicht einverstanden erklären kann mit der Ansicht, die ADLOFF auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen gewonnen hat, nach welcher „wir erst jetzt sicheren Boden unter unseren Füßen fühlen und nun mit vollem Recht annehmen können, daß ebenso wie eine Verschmelzung von Zahnkeimen verschiedener Dentitionen, auch wenn hierfür noch sichere Beweise fehlen, vielleicht immer fehlen werden, eine Verschmelzung hintereinander gelegener Kegelzähne wirklich stattgefunden hat“.

Des weiteren ging ich aus von der Beschreibung eines Falles einer derartigen angeblichen Verschmelzung, die ADLOFF gegeben hat.

Schließlich kommt als Ausgangspunkt meiner Abhandlung noch folgender, auf p. 538 meiner Abhandlung wiedergegebener Passus in Betracht, der lautet:

„Das Auftreten der verschiedenen Reste aller Dentitionen ist es auch, welches den Anhängern der Konkreszenztheorie in letzter Zeit die beste Stütze abgegeben hat, und zwar das Auftreten prälaktealer und postpermanenter Dentitionen in Verbindung mit den Zahnanlagen der funktionierenden Zähne. Man hat verschiedentlich beobachtet, daß Zahnleistenmaterial verschiedener Dentitionen sich augenscheinlich an der Bildung der Säugerzähne, besonders der Molaren, beteiligt. Dieses Schmelzleistenmaterial stammt von Ausläufern, seitlichen Sprossen der Zahnleiste, die sich über oder seitlich der benachbarten bestehenden Zahnanlage zeigen und mit dieser in Verbindung treten. „Sie bilden dadurch die linguale, bzw. die labiale Wand der Zahnanlage und tragen so zu ihrer Vergrößerung, bzw. zu ihrer Verbreiterung bei. Am Aufbau der ersten Dentition beteiligt sich noch die prälakteale Zahnserie, und ebenso wird auch die permanente Dentition das Material mehrerer Reptiliendentitionen in sich enthalten.“

In dieser Auffassung der embryologischen Befunde liegen meines Erachtens nach grundsätzliche Fehler.

ADLOFF dagegen geht von dieser Annahme aus, oder nimmt an, ich verwerfe die Konkreszenztheorie völlig und wolle an ihre Stelle die Tendenz der Vervollkommnung einsetzen, wenigstens geht dies aus seinen Aeüßerungen auf p. 536 seiner Abhandlung hervor.

Ich habe gar nicht einmal daran gedacht, noch viel weniger aber behauptet, eine neue Theorie begründen zu wollen, sondern ich habe nur versucht, die Entstehung des Säugerzahnes auf eine andere, mir richtiger erscheinende Weise zu erklären, indem ich auf p. 546/547 meiner Arbeit sagte:

„Gebrauch und Nichtgebrauch, Anpassung und Vererbung sind die Faktoren bei der ganzen Entwicklung. Ein Organteil entwickelt sich besser infolge seiner günstigeren Lage und größeren Inanspruchnahme als der andere auf Kosten der übrigen. Nicht



durch Verwachsen oder Verschmelzen der einzelnen Glieder, sondern durch Ausfall und Untergang der überflüssigen kommt die spezialisierte Form des Säugerzahnes zustande, treu dem Prinzip der Anpassung und Vererbung, durch das die spezialisierten Zähne der Fische, Reptilien, gleichfalls herangezüchtet wurden.“

Aus meinen damaligen Ausführungen geht somit klar und deutlich hervor, daß die Bemerkung ADLOFFS: „Noch weniger hat er es aber vermocht, an ihre Stelle etwas anderes, Besseres zu setzen“, den ganzen Sinn meiner Worte durchaus nicht trifft.

Diese Erklärung der Spezialisierung der Säugerzähne gibt ADLOFF an anderer Stelle zu der Bemerkung Veranlassung:

„Letzteres erscheint mir nur verständlich, wenn wir eben das teleologische Prinzip der Vervollkommenung tätig sein lassen wollen.“

Ich möchte wirklich wissen, wie man aus obigen Ausführungen gerade ein teleologisches Prinzip herauszulesen vermag.

3) Mit Bezug auf diese meine Erklärung habe ich folgenden Passus geschrieben: „Zahnleiste und Zahnkeime werden vererbt mit der Tendenz, sich zu vervollkommen.“

Selbstverständlich wurde dieser Gedanke im engsten sachlichen wie ideellen Zusammenhang mit meiner gesamten Auseinandersetzung niedergeschrieben und kann daher meines Erachtens nach gar nicht anders aufgefaßt werden als in dem Sinne, daß die Zähne innerhalb der phylogenetischen Entwicklung das Bestreben zeigen, sich zu vervollkommen, das heißt sich zu spezialisieren durch Gebrauch, Nichtgebrauch, Anpassung und Vererbung. Dies geht auch meiner Ansicht nach aus den schon an anderer Stelle zitierten, dem ominösen Satz direkt vorangegangenen Stellen und den nachfolgenden, sich ihm unmittelbar anschließenden Ausführungen hervor.

ADLOFF aber entnimmt aus der ganzen Darstellung „einen Verzicht von meiner Seite auf jede natürliche Erklärung“ und behauptet, ich hätte eine neue Erklärung, nämlich die Tendenz der Vervollkommenung, an die Stelle der Konkreszenztheorie setzen wollen. Ich glaube kaum, daß meine Ausführungen als einen solchen Verzicht auf jede natürliche Erklärung gedeutet werden könnten. Jedenfalls erscheint mir persönlich die angezogene Erklärung der Spezialisierung der Säugerzähne auf dem Wege der Anpassung und Vererbung als mindestens ebenso natürlich und plausibel als diejenige, welche ADLOFF auf p. 532 seiner Kritik angibt und die lautet:

„Ich halte es vielmehr für viel plausibler, daß durch die Verlängerung des Eilebens, die eine Verzögerung, kein Stillstehen in der Entwicklung der Zahnanlagen verursacht haben wird, und durch die Verkürzung der Kiefer, die ihrerseits ein näheres Zusammenrücken der einzelnen Schmelzkeime herbeiführt, eine Verschmelzung derselben zustande kommt, als daß nach der Annahme von DEPENDORF einzelne Keime zu Grunde gehen, während andere sich auf Kosten dieser auswachsen und spezialisieren. Letzteres

erscheint mir nur verständlich, wenn wir eben das teleologische Prinzip der Vervollkommnung tätig sein lassen.“

4) Ich habe verlangt, daß zum Beweise der Konkreszenztheorie andere Gründe als die bisherigen angeführt werden müssen, da die bis dato ontogenetisch im heutigen Säugergebiß als Verschmelzungen angesehenen Vorgänge während der Entwicklung der Säugerzähne nicht als Verschmelzungen angesprochen werden können, sondern eher als Trennungsvorgänge bezeichnet werden müssen. Ich schrieb wörtlich auf p. 551/552 meiner Arbeit:

„Aus dem Zusammenhange, den diese Teile bisweilen mit den bestehenden Zahnanlagen zeigen, hat man geschlossen, daß die Leisten, Fortsätze etc. zu der Anlage hinzutreten, um sie zu verstärken. Dieser Annahme folgte ich auch. In Wirklichkeit verhält sich aber dieser Prozeß gerade umgekehrt. Die Zahnleistenfortsätze verschmelzen nicht mit den Anlagen, sondern sie lösen sich nach ursprünglich gemeinsamer Anlage von ihnen ab, bezw. stehen ganz naturgemäß im Beginn der Zahnentwicklung mit der gemeinsamen Zahnleiste und ihren Keimen in engster Fühlung und werden im Laufe der Weiterentwicklung von der gemeinsamen Zahnleiste abgetrennt zu einer Zeit, wo die Anlage des persistierenden Zahnes noch in enger Fühlung mit der Zahnleiste steht.“

ADLOFF beschreibt einen Fall einer derartigen angeblichen Verschmelzung in folgender Weise:

„Dicht hinter der Anlage von Id. 3 erscheint labial der Schmelzleiste, von ihr ausgehend, ein am Ende kolbig verdickter Epithelzapfen; derselbe wird mit jedem Schnitte größer und strebt offenbar einer Vereinigung mit der lingual liegenden Schmelzleiste entgegen. Eine derartige Vereinigung findet auch statt, damit eine bedeutende Beteiligung des prälakteen Restes an ihrer Bildung.“

Ähnlich sind auch andere Befunde früher von mir zu Unrecht gedeutet worden, die Lagebeziehungen der Leiste zu den lingualen Anlagen nicht richtig erkannt. Bisweilen liegt der sogenannte prälakteele Keim zwischen zwei Anlagen, und sobald er aus dem Gesichtsfeld als selbständiger Keim verschwindet und in die gemeinsame Zahnleiste aufgeht, hat es den Anschein, als ob er zu der lingualen Zahnleiste in enge Beziehungen getreten wäre.

Alle jene Fälle, bei denen bisher von einer Verschmelzung die Rede war, sind also das Gegenteil, Trennungsvorgänge. Sie täuschen gerade dort Verschmelzungen vor, wo es auf jugendlichen Stadien überhaupt oder auf älteren Stadien noch bei einer Verbindung zwischen labialer Zahnleiste und lingualen Zahnkeimen auf der Schnittserie geblieben ist. Bei weiterer Entwicklung der lingualen Zahnanlage kommt es dann in späteren Stadien zu einer vollständigen Trennung.

Da ADLOFF aber gerade diese Vorgänge von jeher als eine wichtige Stütze der Konkreszenztheorie angesehen hat und auch ich bisher in dieser Anschauung befangen war, so habe ich den Versuch unternommen, diesen bis dato als stichhaltigsten Beweis

der Konkreszenztheorie geltenden Punkt als ungenügend und nicht zutreffend nachzuweisen. Um diesen Punkt drehte sich daher meine ganze Arbeit und es ist bezeichnend für die einseitige Kritik ADLOFFS, daß er diesen Punkt höchst nebensächlich behandelt, ja sogar einfach behauptet, er habe diese Auffassung selbst schon früher vertreten. Ich bestreite diese Behauptung ganz entschieden.

Im Gegenteil, ADLOFF stand noch im Jahre 1905 auf dem von mir eingangs wiedergegebenen Standpunkt der Konkreszenztheorie, gegen den ich im Anschluss an seine embryologischen Untersuchungen glaubte vorgehen zu müssen. Heute allerdings hält ADLOFF die Bejahung „der anderen Frage (die aber doch zu der von mir in den den Hintergrund gerückten Streitfrage gehört) ob, wie er früher glaubte!, die prälaktealen Reste eine Verstärkung der Anlage des funktionierenden Zahnes herbeiführen“, für ausgeschlossen. Damit gibt ADLOFF mir in der Hauptsache, die ich verteidigen wollte, also recht.

5) Da, ich wiederhole, auch das Auftreten verschiedener Reste prälaktealer Dentitionen in Verbindung mit den Zahnanlagen der funktionierenden Zähne, welches den Anhängern der Konkreszenztheorie auch nach ADLOFFS Ansicht in jüngster Zeit die wesentlichste Stütze gegeben hat, denn er schreibt auf p. 532 seiner Kritik:

„Alle diese Erwägungen hätten aber nie zur Aufstellung der Theorie geführt, wenn nicht die Entwicklungsgeschichte die vorher erwähnten tatsächlichen Befunde geliefert hätte, die noch heute ihre wesentliche Stütze bilden.“

selbst von ADLOFF, ungeachtet seiner sonstigen gegenteiligen Anschauung, nicht mehr als ein Vorgang der Verschmelzung angesehen wird, denn er führt auf p. 535 seiner Arbeit aus:

„Eine andere Frage ist es allerdings, ob, wie ich früher glaubte, die prälaktealen Reste eine Verstärkung der Anlage des funktionierenden Zahnes herbeiführen können. Auch ich halte dieses heute für ausgeschlossen; im Gegenteil: die Loslösung derselben aus der gemeinsamen Anlage ist ja ein Zeichen der schwindenden Lebenskraft, bedeutet also keine Vervollkommenung, sondern Rückbildung.“

so bitte ich ADLOFF, mir die anderen Tatsachen zu nennen, welche die Konkreszenztheorie wirksam zu stützen vermögen?

Es mag sein, daß ADLOFF eine Verschmelzung von Resten postpermanenter Dentitionen mit den Zahnanlagen der funktionierenden Zähne zur Verstärkung, bzw. Spezialisierung der Zähne hierbei ausschließt, obwohl ich das nicht annehme. Ich kann aus der kurzen Darstellung ADLOFFS seinen augenblicklichen Standpunkt nicht ganz erkennen. Mir scheint aber, als ob ADLOFF gegen früher, das heißt noch zu der Zeit, wo er seine letzten Abhandlungen über den vorliegenden Gegenstand veröffentlichte, seine Ansicht wesentlich geändert hat, bzw. ändern wird.

Daß analoge Vorgänge die Wahrscheinlichkeit einer Verschmelzung von Zahnkeimen zum Aufbau spezialisierter Säuger-



zähne nahelegen, bestreite ich gar nicht und habe ich auch nie bestritten, aber einen stichhaltigen Beweis vermögen sie trotz alledem nicht abzugeben. Denn zu diesen analogen Vorgängen sind nicht nur die Anomalien zu rechnen, sondern, wie ADLOFF selbst schreibt, „auch die Tatsache, daß gerade unter den niedersten Wirbeltieren, den Fischen, mannigfache Modifikationen sowohl der echten Zähne als auch der Hautzähne vorkommen, die nur durch Verschmelzungsprozesse erklärbar sind“. Für eine Art von Konkreszenztheorie spricht dagegen das Gebiß der Multituberkulaten, obwohl auch dieses andererseits durch die Evolutionstheorie erklärt werden kann.

6) ADLOFF führt auf p. 532 seiner Schrift aus:

„Von den heutigen Verhältnissen auf jene zu schließen, zu behaupten, weil die Verkürzung der Kiefer heute keine Verschmelzungen mehr zustande bringt, deswegen sind dieselben überhaupt unmöglich, das heißt die Entwicklungslehre überhaupt leugnen, denn dieser Einwand kann gegen jedes entwicklungsgeschichtliche Problem ins Feld geführt werden.“

Durch die von mir oben in Sperrdruck wiedergegebene Stelle imputiert mir ADLOFF einen Ausspruch, den ich nie getan habe, und ich wäre daher ADLOFF sehr verbunden, wenn er mir nachweisen würde, wo ich obigen Satz gebraucht habe. Ich halte eine Art von Verschmelzung nicht für ausgeschlossen, betone aber gleichwohl immer wieder, daß uns hierzu vollgültige Beweise nach wie vor fehlen, und bin der Ansicht, daß Vorgänge dieser Art im Säugergebiß nicht mehr zu beweisen sind. Meiner Ueberzeugung nach sind heute vorkommende Verschmelzungen im Säugerreich nur Anomalien. Wollen wir aber echte Verschmelzungen einzelner Keime zu einem spezialisierten Keim nachweisen, dann müssen wir auf die direkten Vorfahren der Säuger zurückgreifen.

7) ADLOFF ist der Ansicht, daß durch die Verkürzung der Kiefer, die ihrerseits ein näheres Zusammenrücken der einzelnen Schmelzkeime herbeiführt, eine Verschmelzung derselben zustande kommt, während ich der Anschauung huldige, daß die Verkürzung der Kiefer zur Beseitigung von Zähnen und nicht zum Zusammenrücken einzelner Zähne oder Zahnanlagen führt.

Diese meine Anschauung hält ADLOFF für verfehlt, da sie angeblich jeglichen Beweises ermangelt. Nun, ich leite meine Ansicht her aus den embryologischen Ergebnissen der gesamten Zahnentwicklung, zumal bei den Marsupaliern, bei denen infolge Verkürzung der Kiefer und Spezialisierung einzelner Zähne der Untergang von Zähnen sehr häufig zu beobachten ist. Ich habe diese Beweise bei ADLOFF als bekannt vorausgesetzt. Merkwürdigerweise bleibt aber ADLOFF, der mich erst der angeblich fehlenden Beweise wegen tadelt, selbst die Beweise für seine Ansicht schuldig. Diese Art der Kritik will mir wirklich nicht recht einleuchten.

8) Den Wert der Konkreszenztheorie habe ich nie bezweifelt. Ich weiß ebenso gut wie ADLOFF, daß sie überaus anregend und

befruchtend gewirkt hat. Aber gleichwohl sollte uns dies durchaus nicht davon abhalten, auf etwaige Irrtümer, die dabei unterlaufen sind, hinzuweisen und den eigentlichen Wert dieser Theorie in Rücksicht auf die bisherigen „Tatsachen“ einmal kritisch zu beleuchten. Diese „Tatsachen“ sind durchaus keine der vorgenannten Theorie zur Verfügung stehende Beweise, sondern sie sind und bleiben Hypothesen.

Ganz überflüssig erscheint mir aber bei Erörterung dieser ganzen Frage sein Hinweis auf meine Stellung zur gesamten Entwicklungslehre.

9) Die Bedeutung der Befunde ADLOFFS über prälaktele und postpermanente Zahnkeime habe ich nie unterschätzt und mir nur erlaubt, in erster Linie ihren Zusammenhang mit der Konkreszenztheorie zu bezweifeln. ADLOFF gibt die geringe Bedeutung von einigen derselben gegen früher bereits zu, und die Beurteilung der Bedeutung der übrigen prälaktele und postpermanenten Zahnkeime etc. im Vergleich zu ihrer Bedeutung bei den Marsupaliern und zu der ganzen Anlage der Sängierzähne überlasse ich getrost dem Leser, der sich der Mühe unterzieht, die einzelnen Fälle einmal gründlich durchzuarbeiten.

ADLOFFS Ansicht über die ungenügende Beweiskraft meiner Gegengründe kann mir allein nicht maßgebend sein, und wenn ich auch nicht vermocht habe, ADLOFF zu überzeugen, so ist nichtsdestoweniger seine Abweisung meiner Ansicht mir noch lange kein vollgültiger Beweis dafür, daß ich überall in gleicher Form abgewiesen oder mißverstanden worden bin.

Bemerken will ich aber noch, daß ich nicht durch bloße Betrachtung der Zeichnungen, sondern erst nach eingehender Durchsicht der ADLOFFSchen Arbeiten zu meinem Urteil in dieser Frage gekommen bin.

---

**Jahresbericht**  
der  
**Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
zu Jena

für das Jahr 1907 erstattet von

**Otto Knopf,**  
d. Z. I. Vorsitzender.

---

**I. Sitzungen.**

Während des Jahres 1907 fanden 14 Gesamtsitzungen mit ebensoviel Vorträgen, außerdem 9 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 34 Vorträgen, bezw. Demonstrationen statt.

**A. Gesamtsitzungen.**

**1. Sitzung am 11. Januar.**

Herr MARC: Ueber die Lichtempfindlichkeit des metallischen Selens.

**2. Sitzung am 25. Januar.**

Herr LUBOSCH: Die Entstehung der Gelenkformen und das Anpassungsproblem.

**3. Sitzung am 8. Februar.**

Herr BERGER: Die körperlichen Aeufferungen psychischer Vorgänge.

**4. Sitzung am 22. Februar.**

Herr PHILIPPI: Die ozeanischen Inseln.

**5. Sitzung am 3. Mai.**

Herr EPPENSTEIN: Ueber Erdbebenbeobachtung.



## 6. Sitzung am 31. Mai.

Herr EGGELENG: Rassenuntersuchungen an Kopfweichteilen.

## 7. Sitzung am 14. Juni.

Herr LEHMANN: Ueber die Aufgaben, Grundlagen und Grenzen der Farbenphotographie.

## 8. Sitzung am 28. Juni.

Herr FREY: Die osmotische Arbeit der Niere.

## 9. Sitzung am 12. Juli.

Herr BÄDEKER: Ueber Empfindlichkeit und Genauigkeit bei physikalischen Messungen.

## 10. Sitzung am 26. Juli.

Herr WALTHER: Ueber Verbreitung und Beschaffenheit des Devon-Meeres in Deutschland, besonders in Thüringen.

## 11. Sitzung am 8. November.

Herr STAHL: Ueber die Vergilbung der Blätter.

## 12. Sitzung am 22. November.

Herr MEYER: Die medizinische Kultur der Römer zur Zeit des Celsus.

## 13. Sitzung am 6. Dezember.

Herr MAURER: Das Haarkleid der Säugetiere und seine Stammesgeschichte.

## 14. Sitzung am 20. Dezember.

Herr REICH: Die Erzeugung ungedämpfter elektrischer Schwingungen u. ihre Verwendung in der drahtlosen Telegraphie.

## B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Professor Dr. E. HERTEL.)

## 1. Sitzung am 17. Januar.

- |                     |   |                      |
|---------------------|---|----------------------|
| 1) Herr BINSWANGER: | a) Chorea gravidarum  | } mit Demonstration. |
|                     | b) Weibliche Paralyse   |                      |
| 2) „ BERGER:        | a) Monoparese des Armes   | } mit Demonstration. |
|                     | b) Tumor cerebri mit psychischen Störungen  |                      |
|                     | c) Aphasie  |                      |
| 3) „ ACKERMANN:     | Unfallverletzungen mit organischen Veränderungen des Zentralnervensystems, mit Demonstration. |                      |

- 4) Herr FRIEDEL: Umschriebene psychische Störungen auf organischer Grundlage, mit Demonstration.

2. Sitzung am 31. Januar.

- 1) Herr RIEDEL: Ueber Appendicitis der Kinder.
- 2) „ RÖPKE: Krankenvorstellung.
- 3) „ THLEMANN: Ueber Herznaht mit Krankenvorstellung.
- 4) „ KRÜGER: Schenkelhalsfrakturen mit Krankenvorstellung.
- 5) „ BRAUN: Mesenterialeyste mit Demonstration.
- 6) „ WOLF: Ueber Thiosynamin.

3. Sitzung am 14. Februar.

- 1) Herr GERHARDT: a) Ueber Muskelatrophie.  
b) Ueber interlobäre Pleuritis.
- 2) „ STINTZING: Krankenvorstellung.
- 3) „ WAGENMANN: Krankenvorstellung.

4. Sitzung am 6. Juni.

- 1) Herr FRANZ: Demonstrationen.
- 2) „ JACOBSTHAL: a) Unvollständiger Bruch des Tubercul.  
maj. humer.  
b) Die Luxationsfraktur des Os navicul.  
pedis eine typische Fußverletzung.
- 3) „ GROBER: Zur Arbeitshypertrophie des Herzens.

5. Sitzung am 20. Juni.

- 1) Herr SPIETHOFF: Bericht über den gegenwärtigen Stand der Syphilisforschung.
- 2) „ SIEDENTOPF: Demonstration von Dunkelfeldbeleuchtungs-  
methoden.
- 3) „ GAIDUKOW: Ultramikroskopische Demonstrationen.

6. Sitzung am 4. Juli.

- 1) Herr BENNECKE: Meningitis mit Demonstration.
- 2) „ STROHMAYER: Kasuistische Mitteilung.
- 3) „ BINSWANGER: Ueber Syphilis des Zentralnervensystems.

7. Sitzung am 18. Juli.

- 1) Herr KRAUSE: a) Ueber 2 Fälle von Anilinvergiftung.  
b) Zur Injektionstherapie der Neuralgien.
- 2) „ RÖPKE: Einiges über Nierenwundheilung.
- 3) „ RIEDEL: Ueber Querresektion des Magens.

8. Sitzung am 14. November.

- 1) Herr KRAUSE: Ueber Calcinosis interstitialis progressiva mit Projektionsbildern.
- 2) „ RIEDEL: Demonstrationen.
- 3) „ KRÜGER: Ein Fall von Echinococcus alveolaris.
- 4) „ SPIETHOFF: Demonstrationen.

## 9. Sitzung am 28. November.

- 1) Herr SECKEL: Pathologisch-anatomische Demonstration.
- 2) „ BAUER: Ueber Polymyositis.
- 3) „ LOMMEL: Ueber Erythrämie.

## II. Bibliothekarischer Bericht.

Im Tauschverkehr der Gesellschaft ist keine wesentliche Aenderung eingetreten. Die Royal Society in London hat außer den bekannten Publikationen noch geschickt:

Report of the Coral Reef Committee,  
und die Société de physique et d'histoire naturelle de Genève außer ihren Mémoires noch:

Die Oeuvres de J. C. Galissard in 2 Bden.

Für die ihr gemachten Schenkungen spricht die Gesellschaft hierdurch ihren Dank aus.

Verzeichnis der im Jahre 1907 im Schriftenaustausch oder als Geschenk eingegangenen Veröffentlichungen:

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Deutsches Reich.		
1) Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2) „	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte.
3) Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4) „	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
5) Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
6) Erlangen	Physikalisch-medizinische Sozietät	Sitzungsberichte.
7) Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8) „	„ „ „	Berichte.
9) Freiburg i. B.	Naturforschende „ Gesellschaft	Berichte.
10) Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Acta nova.
11) „	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
12) „	Thüringisch-Sächsischer Natur- wissenschaftlicher Verein	Zeitschr. f. Natur- wissenschaften.
13) Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
14) „	„ „	Verhandlungen.
15) Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichun- gen.
16) Jena	Dr. FISCHER	Zoologische Jahr- bücher, Abt. für Systematik etc.
17) „	„ „	Zoologische Jahr- bücher, Abt. für Ontogenie etc.



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
18) Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichun- gen.
19) Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften,
20) Leipzig	W. ENGELMANN	Morphologisches Jahrbuch.
21) Magdeburg	Museum für Natur- und Heimat- kunde	Abhandlungen u. Berichte.
22) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
23) "	" "	Sitzungsberichte.
24) "	" "	Festreden.
25) Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
26) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
27) "	" "	Verhandlungen.

Oesterreich-Ungarn.

28)	Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
29)	Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
30)	"	" " "	Katalog Litera- tury Naukowej Polskiej.
31)	Prag	K. Böhmishe Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
32)	"	" "	Jahresberichte.
33)	Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
34)	"	" "	Sitzungsberichte.
35)	"	" "	Anzeiger.
36)	"	" "	Mitteilungen der Erdbeben-Kom- mission.
37)	"	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
38)	"	" "	Verhandlungen.
39)	"	" "	Abhandlungen.
40)	"	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.

## Schweiz.

41)	Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
42)	"	" "	Verhandlungen.
43)	"	" "	Compte Rendu.
44)	"	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
45)	Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
46)	"	" "	Mémoires.
47)	"	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Italien.		
48) Bologna	Accademia delle Scienze del- l'Istituto di Bologna	Memorie.
49) "	" "	Rendiconti.
50) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
51) "	" "	Bullettino.
52) "	Società Entomologica Italiana	Bullettino.
53) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
54) "	" "	Memorie.
55) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
56) "	" "	Rendiconti.
57) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
58) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
59) "	" "	2) Processi verbali.
60) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
61) Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
62) "	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
63) "	" "	Atti.
64) "	" "	Osservazioni me- teorologiche.

## Monaco.

65) Monaco	Musée océanographique	Bulletin.
------------	-----------------------	-----------

## Frankreich.

66) Bordeaux	Société d'Océanographie du Golfe de Gascogne	SAUERWEIN, L'o- céanographie.
67) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
68) "	" "	Mémoires.
69) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
70) "	Faculté des Sciences	Annales.
71) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
72) "	" "	Bulletins.
73) "	Redaktion	L'Année Biologi- que.
74) "	Société de Biologie	Comptes Rendus.
75) "	Société zoologique de France	Mémoires.
76) "	" "	Bulletin.
77) "	Redaktion	Archives de Zoo- logie expéri- mentale.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
------	--	------------

- |     |  |                               |   |
|-----|--|-------------------------------|---|
| 78) | Villefranche-sur-Mer (Alpes maritimes) | Laboratoire russe de Zoologie | Wissensch. Ergebnisse einer zoolog. Expedit. n. d. Baikalsee. |
|-----|--|-------------------------------|---|

## Belgien.

- |     |           |  |                        |
|-----|-----------|--|------------------------|
| 79) | Antwerpen | Algemeen paedologisch Gezelschap   | Paedologisch Jaarboek. |
| 80) | Brüssel   | Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences | Bulletins.             |
| 81) | "         | "  | Mémoires.              |
| 82) | "         | "  | Mém. couronnés (8°).   |
| 83) | "         | "  | Mém. cour. (4°).       |
| 84) | "         | "  | Annuaire.              |
| 85) | "         | Société entomologique  | Annales.               |
| 86) | Löwen     | Redaktion  | La Cellule.            |
| 87) | Lüttich   | "  | Archives de Biologie.  |

## Holland.

- |     |               |  |                              |
|-----|---------------|--|------------------------------|
| 88) | Amsterdam     | K. Akademie van Wetenschappen, Wis- en natuurkundige Afdeel. | Verhandelingen.              |
| 89) | "             | "  | Verslagen.                   |
| 90) | "             | "  | Jaarboek.                    |
| 91) | 's Gravenhage | K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie           | Tijdschrift.                 |
| 92) | Haarlem       | Musée Teyler   | Archives.                    |
| 93) | Leiden        | Nederlandsche Dierkundige Vereeniging                        | Tijdschrift.                 |
| 94) | "             | "  | Aanwinsten v. de Bibliothek. |
| 95) | "             | Redaktion  | Botanisches Centralblatt.    |

## Großbritannien.

- |      |           |                       |                          |
|------|-----------|-----------------------|--------------------------|
| 96)  | Cambridge | Philosophical Society | Transactions.            |
| 97)  | "         | "                     | Proceedings.             |
| 98)  | Dublin    | R. Dublin Society     | Economic Proceedings.    |
| 99)  | "         | "                     | Scientific Proceedings.  |
| 100) | "         | R. Dublin Society     | Scientific Transactions. |



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
101) Edinburgh	Royal Society	Transactions.
102) "	" "	Proceedings.
103) "	R. Physical Society	Proceedings.
104) London	Linnean Society	Transactions.
105) "	" "	Journal.
106) "	" "	Proceedings.
107) "	R. Microscopical Society	Journal.
108) "	Royal Society	Philosoph. Transactions.
109) "	" "	Proceedings.
110) "	" "	Year Book.
111) "	" "	Reports to the Malaria Committ.
112) "	" "	Reports to the Evolution Committee.
113) "	" "	Reports of the Committee for the investigation of mediterranean fever.
114) "	" "	Reports of the sleeping sickness Commiss.
115) "	Zoölogical Society	Transactions.
116) "	" "	Proceedings.
117) "	" "	List of Fellows.
118) "	Redaktion	Annals and Magazine of Natural History.
119) Oxford	"	Quarterly Journal of Microscopical Science.

## Dänemark.

120) Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
121) "	" " "	Oversigt.

## Norwegen.

122) Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
123) "	" " "	Norsk Magazin.

## Schweden.

124) Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medicinskt Arkiv.
----------------	-----------	----------------------------

Ort:                      Name der Gesellschaft                      Schriften:  
oder der Redaktion:

125)	Stockholm	Svenska Läkare-Sällskap	Hygiea.
126)	"	" " "	Förhandlingar.
127)	"	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
128)	"	" "	Bihang.
129)	"	" "	Öfversigt.
130)	"	" "	Lefnadsteckningar.
131)	"	" "	Arkiv för Botanik.
132)	"	" "	" " Kemi.
133)	"	" "	" " Matematik.
134)	"	" "	" " Zoologi.
135)	"	Nobelinstitut	Meddelanden.
136)	Upsala	Kongl. Vetenskaps-societet	Nova Acta.
137)	"	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
138)	"	"	Läkare-Förenings Förhandlingar.

## Rußland.

139)	Helsingfors	Finska Vetenskaps-Societet	Acta.
140)	"	" " "	Öfversigt.
141)	"	" " "	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
142)	"	" " "	Observations météorolog.
143)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
144)	"	" " " "	Nouveaux Mémoires.
145)	St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
146)	"	" "	Bulletin.
147)	"	" "	Bibliothèque géolog. de la Russie.
148)	"	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
149)	"	" " "	Catalogue des livres publiés.
150)	"	Institut Impér. de Médecine expérimentale	Archives.

## Afrika.

151)	Kapstadt	Department of Agriculture	Annual Report of the Geological Commission.
------	----------	---------------------------	---

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Nordamerika.		
I. Canada.		
152) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
153) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
II. Vereinigte Staaten.		
154) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
155) "	" " " " Bio- logical Laboratory	Memoirs.
156) "	Redaktion	Journal of experi- mental Zoölogy.
157) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
158) "	" " " "	Proceedings.
159) "	" " " "	Occasional Pa- pers.
160) Brooklyn	Museum of the Brooklyn Insti- tute of Arts and Sciences	Memoirs of na- tural sciences.
161) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
162) "	" " " "	Annual Report.
163) "	" " " "	Bulletins.
164) "	Redaktion	The American Naturalist.
165) Chicago	Academy of Sciences	Bulletin.
166) "	" " "	Bulletin of the Geol. and. Nat. Hist. Survey.
167) Cincinnati	Lloyd Library	Bulletin of the Lloyd Library of botany, phar- macy and ma- teria medica.
168) Granville (Ohio)	Scientific Laboratories of Denison University	Bulletin.
169) St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
170) "	Academy of Science	Transactions.
171) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
172) "	Redaktion	The Americ. Jour- nal of Science.
173) Philadelphia	Redaktion	Journal of Compa- rative Medicine.
174) "	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
175) Tufts College (Mass.)		Studies.



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
176) Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
177) "	" " "	Special Bulletins.
178) "	" " "	Proceedings.
179) "	Smithsonian Institution	Report.
180) "	U. S. Geological Survey	Bulletins.
181) "	" " "	Annual Reports.
182) "	" " "	Monographs.
183) "	" " "	Mineral Re- sources.
184) "	" " "	Professional Paper
185) "	Carnegie Institution	Publications.

## Südamerika.

## I. Chile.

186) Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.
---------------	-------------------------------	--------

## II. Argentinien.

187) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.
--------------	-------------------------------	----------

## III. Brasilien.

188) S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
189) Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.

## Australien.

190) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
191) "	" " " "	Transactions.
192) "	The Australian Museum	Records.
193) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Pro- ceedings.
194) "	" " " " " "	Abstracts of Pro- ceedings.
195) "	Linnean Soc. " " " "	Proceedings.
196) "	Australasian Association	Report.

## Japan.

197) Tokio	College of Science, Imperial Uni- versity	Journal.
198) "	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.
199) "	Tōkyō Imperial University	Calendar.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1907:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XLII oder N. F. Bd. XXXV Heft 2—3, und Bd. LXIII oder N. F. Bd. XXXVI Heft 1—2.

2) Denkschriften: SEMON, Forschungsreisen, Lieferung 29 oder Denkschriften, Bd. IV, Lieferung 5.

### III. Kassenbericht,

erstattet vom II. Vorsitzenden L. WOLFF.

Die Einnahmen betragen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder	629 M. — Pfg.
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	48 „ — „
Jährlicher Beitrag der G. H. Regierungen	1800 „ — „
	<hr/>
	2477 M. — Pfg.

Die Ausgaben betragen:

Zum LAMARCK-Denkmal	81 M. 40 Pfg.
Verwaltungskosten	260 „ 29 „
Druckkosten und Versand der Jenaischen Zeitschrift	1745 „ 20 „
	<hr/>
	2086 M. 89 Pfg.

Der Vermögensbestand betrug:

Bar in der Kasse	47 M. 86 Pfg.
auf der Sparkasse	2687 „ 90 „
Zinsen 1907	92 „ 65 „
	<hr/>
	2828 M. 41 Pfg.

Zuwachs: 482 M. 76 Pfg.

Die Abrechnung wurde von Herrn THOMAE geprüft und richtig befunden.

### IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1907:

OTTO KNOFF, I. Vorsitzender,  
LUDWIG WOLFF, II. Vorsitzender und Kassenwart,  
FRIEDRICH MAURER, Herausgeber der Zeitschrift,  
KARL BRANDIS, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren GUSTAV FISCHER sen., ERNST STAHL, ADOLF WINKELMANN.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für 1908 fiel in der Schlußsitzung am 20. Dezember auf

Herrn AUGUST WAGENMANN.

Die übrigen Mitglieder des Vorstandes und die Tauschkommission wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Die Gesellschaft verlor im Jahre 1907 durch den Tod ein Ehrenmitglied, OTTOMAR DOMRICH, und 3 ordentliche Mitglieder: WILHELM BUTZ, SIEGFRIED CZAPSKI und JOHANNES KESSEL; ferner durch Wegzug 3 weitere Mitglieder: K. DOVE, D. GERHARDT und R. ZSIGMONDY.

Neu aufgenommen wurden die 7 Herren:

Dr. GUSTAV FISCHER jun.,	Privatdozent Dr. THEODOR MEYER,
Dr. HANS LEHMANN,	Privatdozent Dr. GUSTAV HESSE,
Prof. Dr. PAUL KRAUSE,	Dr. HANS PHILIPP.
Privatdozent Dr. KARL BÄDEKER,	

Zu Ende des Jahres 1907 bestand die Gesellschaft aus 3 Ehrenmitgliedern und 101 ordentlichen Mitgliedern.

### Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
RADLKOEFER †	1858
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
THOMAS HUXLEY († 1895)	1867
CARL GEGENBAUR († 1903)	1873
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878
FRANZ VON RIED († 1895)	1892
OTTOMAR DOMRICH († 1907)	1892

### I. Ehrenmitglieder.

	Jahr der Ernennung
1) Prof. Dr. ERNST HAECKEL, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1894
2) Prof. Dr. BERNHARD SIGISMUND SCHULTZE, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1897
3) Dr. GUSTAV FISCHER sen., Jena	1902

### II. Ordentliche Mitglieder.

	Jahr der Aufnahme
1) Prof. Dr. HERMANN AMBRONN	Jena 1899
2) Prof. Dr. GÜNTHER ANTON	„ 1902
3) Prof. Dr. FELIX AUERBACH	„ 1889
4) Dr. KARL BÄDEKER, Privatdozent	„ 1907



		Jahr der Aufnahme
5)	Prof. Dr. KARL VON BARDELEBEN, Hofrat	Jena 1873
6)	Prof. Dr. HANS BERGER	" 1898
7)	Prof. Dr. WILHELM BIEDERMANN, Geh. Hofrat	" 1888
8)	Dr. med. G. BINDER, prakt. Arzt	" 1900
9)	Prof. Dr. OTTO BINSWANGER, Geh. Med.-Rat	" 1882
10)	Dr. med. FRITZ BOCKELMANN, Geh. Sanitätsrat	
	Rudolstadt	1875
11)	Dr. K. BRANDIS, Bibliotheksdirektor	Jena 1904
12)	K. BRAUCKMANN, Institutsdirektor	Wenigenjena 1900
13)	Prof. Dr. BERTHOLD DELBRÜCK	Jena 1885
14)	Prof. Dr. WILHELM DETMER, Hofrat	Jena 1875
15)	Prof. Dr. HUGO DINGER	" 1905
16)	Prof. Dr. WILHELM EDLER	" 1901
17)	Dr. HEINRICH EGGELING, Wirkl. Geheimrat, Exz., Universitäts-Kurator	" 1887
18)	Prof. Dr. HEINRICH EGGELING, Prosektor	" 1902
19)	Dr. med. GUSTAV EICHHORN, prakt. Arzt	" 1891
20)	Prof. Dr. HERMANN ENGELHARDT, Med.-Rat	" 1888
21)	Dr. M. ENGELHARDT, prakt. Arzt	" 1905
22)	Dr. phil. OTTO EPPENSTEIN	" 1906
23)	Dr. med. FIEBIG, Stabsarzt	" 1904
24)	Dr. GUSTAV FISCHER jun.	" 1907
25)	Prof. Dr. PAUL FRAISSE	" 1899
26)	Prof. Dr. KARL FRANZ	" 1904
27)	Prof. Dr. GOTTLÖB FREGE, Hofrat	" 1874
28)	Dr. ERNST FREY, Privatdozent	" 1906
29)	Dr. CHRISTIAN GÄNGE, Privatdozent	" 1875
30)	Prof. Dr. AUGUST GÄRTNER, Geh. Hofrat	" 1886
31)	Prof. Dr. ERNST GIESE	" 1893
32)	Prof. Dr. GEORG GÖTZ, Geh. Hofrat	" 1889
33)	Dr. med. KARL GRAF, prakt. Arzt	" 1898
34)	Prof. Dr. JULIUS GROBER	" 1899
35)	Prof. Dr. ERNST HERTEL	" 1898
36)	Dr. phil. HERSCHKOWITSCH	" 1901
37)	Dr. GUSTAV HESSE, Privatdozent	" 1907
38)	Dr. phil. OTTO HILDEBRANDT	" 1906
39)	Prof. Dr. HEINRICH IMMENDORFF	" 1901
40)	Dr. HEINRICH JACOBSTHAL, Privatdozent	" 1906
41)	Prof. Dr. HEINRICH KIONKA	" 1901
42)	Prof. Dr. OTTO KNOFF	" 1889
43)	Prof. Dr. LUDWIG KNORR, Geh. Hofrat	" 1889
44)	Prof. Dr. KÖNIG, Geh. Med.-Rat	" 1904
45)	RUDOLF KOCH, Bankier, Kommerzienrat	" 1893
46)	Dr. phil. KÖHLER	" 1900
47)	Prof. Dr. KARL KOLESCH	" 1891
48)	Prof. Dr. PAUL KRAUSE	" 1907

	Jahr der Aufnahme	
49) Dr. phil. HANS LEHMANN	Jena	1907
50) Prof. Dr. ALBERT LEITZMANN	"	1901
51) Prof. Dr. GOTTLLOB LINCK, Geh. Hofrat	"	1894
52) Prof. Dr. FELIX LOMMEL	"	1902
53) Prof. Dr. WILHELM LUBOSCH	"	1902
54) Dr. phil. MARBURG	"	1902
55) Dr. phil. ROBERT MARC, Privatdozent	"	1906
56) Prof. Dr. HERMANN MATTHES	"	1900
57) Prof. Dr. FRIEDRICH MAURER	"	1901
58) Dr. med. et jur. THEODOR MEYER, Privatdozent	"	1907
59) Prof. Dr. WILHELM MÜLLER, Geh. Rat	"	1865
60) Prof. Dr. JOHANNES NIEDNER	"	1905
61) Prof. Dr. ALFRED NOLL	"	1901
62) Dr. phil. MAX PAULY, Fabrikdirektor a. D.	Jena	1897
63) Prof. ERNST PFEIFFER, Institutsdirektor	"	1887
64) Dr. phil. HANS PHILIPP	"	1907
65) Prof. Dr. EMIL PHILIPPI	"	1906
66) Oberlehrer ERNST PILTZ	"	1893
67) Dr. phil. KARL PULFRICH	"	1891
68) Prof. Dr. PAUL RABE	"	1899
69) Prof. Dr. RAEHLMANN, Kais. Russ. Staatsrat	Weimar	1905
70) Prof. RUDOLF RAU	Jena	1902
71) Dr. phil. MAX REICH, Privatdozent	"	1905
72) Prof. Dr. BERNHARD RIEDEL, Geh. Med.-Rat	"	1889
73) Dr. phil. PAUL RIEDEL	"	1893
74) Prof. Dr. EDUARD ROSENTHAL	"	1897
75) Dr. med. SCHÄFER, Direktor der Psych. Klinik	Roda	1904
76) Dr. phil. OTTO SCHOTT, Fabrikleiter	Jena	1882
77) Dr. phil. RICHARD SCHRÖDER, Verlagsbuchhändler	"	1904
78) PAUL SCHULTZE, Rat	"	1879
79) Prof. Dr. LEONHARD SCHULTZE	"	1899
80) Prof. Dr. FRIEDRICH SCHULZ	"	1898
81) Prof. Dr. MORITZ SEIDEL, Geh. Med.-Rat	"	1864
82) Dr. med. LUCAS SIEBERT, Med.-Rat	"	1881
83) Dr. phil. SIEDENTOPF	"	1900
84) Dr. med. FRANZ SPILLER, Stabsarzt	"	1905
85) Prof. Dr. ERNST STAHL	"	1881
86) Prof. Dr. RODERICH STINTZING, Geh. Med.-Rat	"	1890
87) Prof. Dr. RUDOLF STRAUBEL	"	1894
88) Dr. med. WILHELM STROHMAYER, Privatdozent	"	1902
89) Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Geh. Hofrat	"	1879
90) Dr. phil. HERMANN TÜRK, Privatgelehrter	"	1900
91) AUGUST VOGT, Landkammerrat	"	1897
92) Prof. Dr. EDUARD VONGERICHTEN	"	1902
93) Prof. Dr. AUGUST WAGENMANN, Geh. Med.-Rat	"	1892
94) Dr. phil. KARL WALTHER, Privatdozent	"	1903

		Jahr der Aufnahme
95)	Dr. phil. ERNST WANDERSLEB	Jena 1906
96)	Dr. med. WARDA, Nervenarzt	Blankenburg 1904
97)	Dr. med. WEINERT, prakt. Arzt	Jena 1897
98)	Prof. Dr. ADOLF WINKELMANN, Geh. Hofrat	„ 1886
99)	Dr. phil. WILHELM WINKLER, Privatgelehrter	„ 1887
100)	Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	„ 1892
101)	Prof. Dr. HEINRICH ERNST ZIEGLER	„ 1898

---



**Regeneration und Transplantation.** Von **E. Korschelt**, Professor der Zoologie in Marburg. Mit 144 Textfiguren. 1907. Preis: 7 Mark.

**Vorträge über botanische Stammesgeschichte**, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik von **J. P. Lotsy**. Erster Band: Algen und Pilze. Mit 430 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Syphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergide Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Plectasciaceae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. Charphyten. Namenregister. Sachregister.

**Vorlesungen über Deszendenztheorien** mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von **Dr. J. P. Lotsy**. Erster Teil. Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

— Zweiter Teil. Mit 13 Tafeln u. 101 Textfiguren. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

**Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N.-F., Bd. V. Nr. 25:**

Das Buch Lotsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfang der Lotsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

**Die Hymenopteren Mitteleuropas.** Nach ihren Gattungen und zum grossen Teil auch nach ihren Arten analytisch bearbeitet. Von Prof. Dr. **Otto Schmiedeknecht**, Custos des F. Naturalienkabinetts in Rudolstadt. Mit 120 Figuren im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

**Einführung in die Deszendenztheorie.** Sechs Vorträge, gehalten von **Karl Camillo Schneider**, a. o. Prof. der Zoologie an der Universität Wien. Mit 2 Tafeln, einer Karte und 108 teils farbigen Textfiguren. 1906. Preis: 4 Mark. Frankfurter Zeitung vom 25. Nov. 1906:

Schneiders Vorträge geben einen guten Ueberblick über den heutigen Stand der Abstammungsfrage; sie bieten in konzentrierter Form ein reiches Material dar. . . Wer sich mit diesen Fragen schon etwas beschäftigt hat, wird mancherlei Anregung finden; er wird sich vor allem an der Hand dieses Buches bequem darüber orientieren, wie die einzelnen Unterprobleme der Deszendenztheorie ineinander greifen und in welchem Verhältnis sie zur Hauptfrage der Abstammung stehen.

**Temperatur und Zustand des Erdinnern.** Eine Zusammenstellung und kritische Beleuchtung aller Hypothesen. Von Dr. **Hermann Thiene**, Assistent am mineralog. Institut der Universität Jena. 1907. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Zoologisches Wörterbuch.** Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke verfasst von Dr. E. Bresslau, Privatdozent in Strassburg i. E., Professor Dr. J. Eichler in Stuttgart, Professor Dr. E. Fraas in Stuttgart, Professor Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Professor Dr. H. E. Ziegler in Jena, herausgegeben von Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Jena. Erste Lieferung, A—F. Seite 1—208. Mit 196 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 3 Mark. Zweite Lieferung, F—O. Mit 165 Abbildungen im Text. 1908. Preis: 3 Mark.

# Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.

Herausgegeben von

**Dr. Oskar Hertwig,**

o. ö. Prof., Direktor des anatomisch-biologischen Instituts in Berlin.

Mit 3236 Abbildungen im Text.

**Preis des ganzen Werkes: 135 Mark, geb. 150 Mark.**



## Inhalt:

- Bd. I. Teil 1, I. Hälfte: O. Hertwig, Einleitung und allgemeine Literaturübersicht. Waldeyer, Geschlechtszellen. R. Hertwig, Eireife, Befruchtung und Furchungsprozeß. O. Hertwig, Lehre von den Keimblättern. O. Hertwig, Mißbildungen und Mehrfachbildungen. Mit 244 Abbildungen. Preis: 32 Mark, geb. 34,50 Mark.
- Bd. I. Teil 1, II. Hälfte und Teil 2: Rückert u. Mollier, Entstehung der Gefäße und des Blutes. Keibel, Außere Körperform. Schauinsland, Eihäute der Reptilien und Vögel. Strahl, Embryonalzellen der Säuger und die Placenta. Mit 886 Abbildungen. Preis: 21 Mark, geb. 23,50 Mark.
- Bd. II. Teil 1 und 2: Göppert, Mund, Mundhöhle mit Drüsen und Zunge, Schwimmblase, Lunge und Kehlkopf. Maurer, Darmsystem. W. Krause, Haut und ihre Nebenorgane. Burckhardt, Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle. Peter, Geruchsorgan und Jacobsonsches Organ. Peter, Außere Nase und Gaumen. R. Krause, Gehörorgan. Froriep, Auge. Mit 507 Abbildungen. Preis: 23,50 Mark, geb. 26 Mark.
- Bd. II. Teil 3: v. Kupffer, Morphogenie des Zentralnervensystems. Ziehen, Morphogenie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. Mit 568 Abbildungen. Preis: 20 Mark, geb. 22,50 Mark.
- Bd. III. Teil 1: Maurer, Muskelsystem und elektrische Organe. Felix und Bühler, Harn- und Geschlechtsorgane. Poll, Nebennierensysteme. Mit 509 Abbildungen. Preis: 28,50 Mark, geb. 31 Mark.
- Bd. III. Teil 2 und 3. Flemming, Histogenese der Stützsubstanzen der Binde substanzgruppe. Hochstetter, Blutgefäßsystem. Braus, Extremitäten und Extremitätenskelett. Schauinsland, Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Gaupp, Kopfskelett. Barfurth, Regenerationen der Wirbeltierembryonen. Keibel, Entwicklungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwicklung. O. Hertwig, Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie. Mit 522 Abbildungen. Preis: 34 Mark, geb. 36,50 Mark.









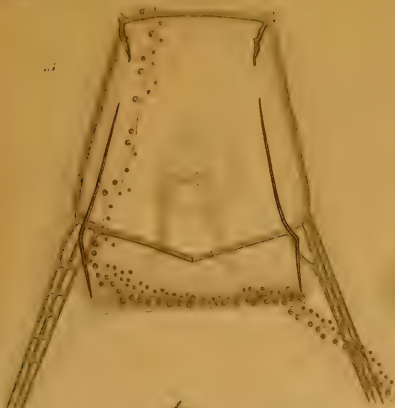








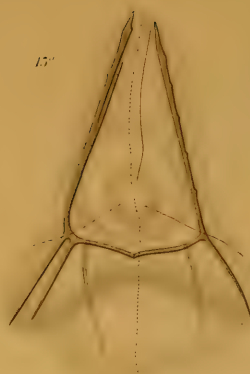
15



16



17



18



19

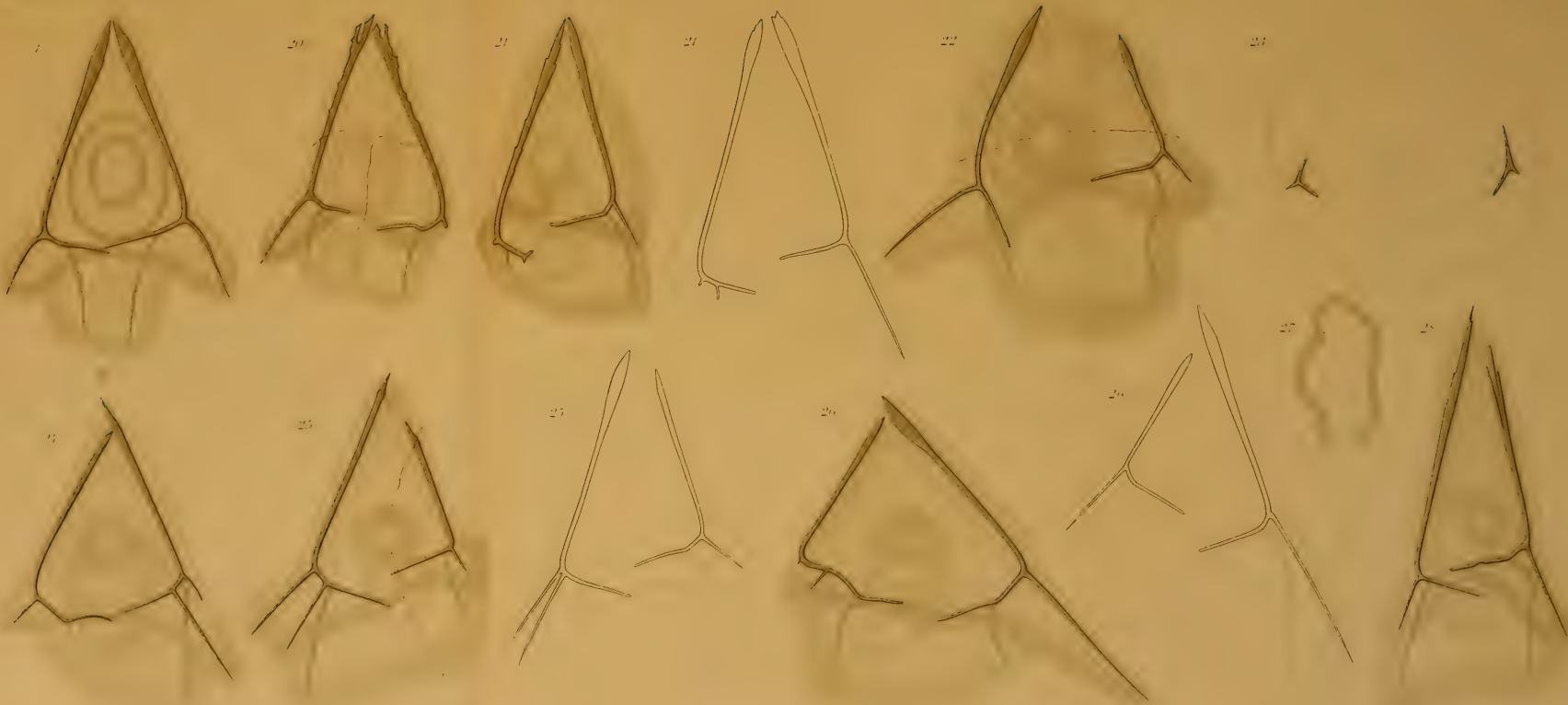


20



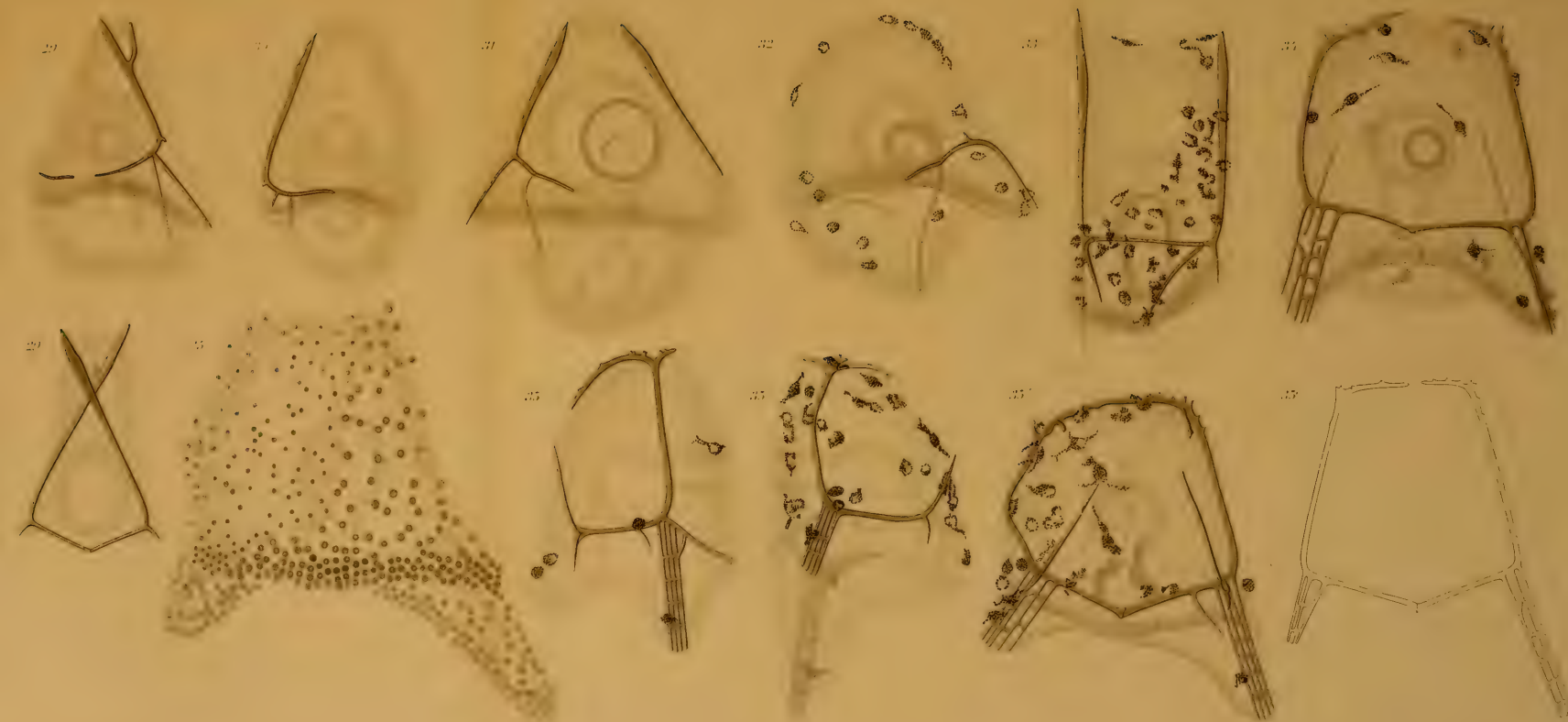




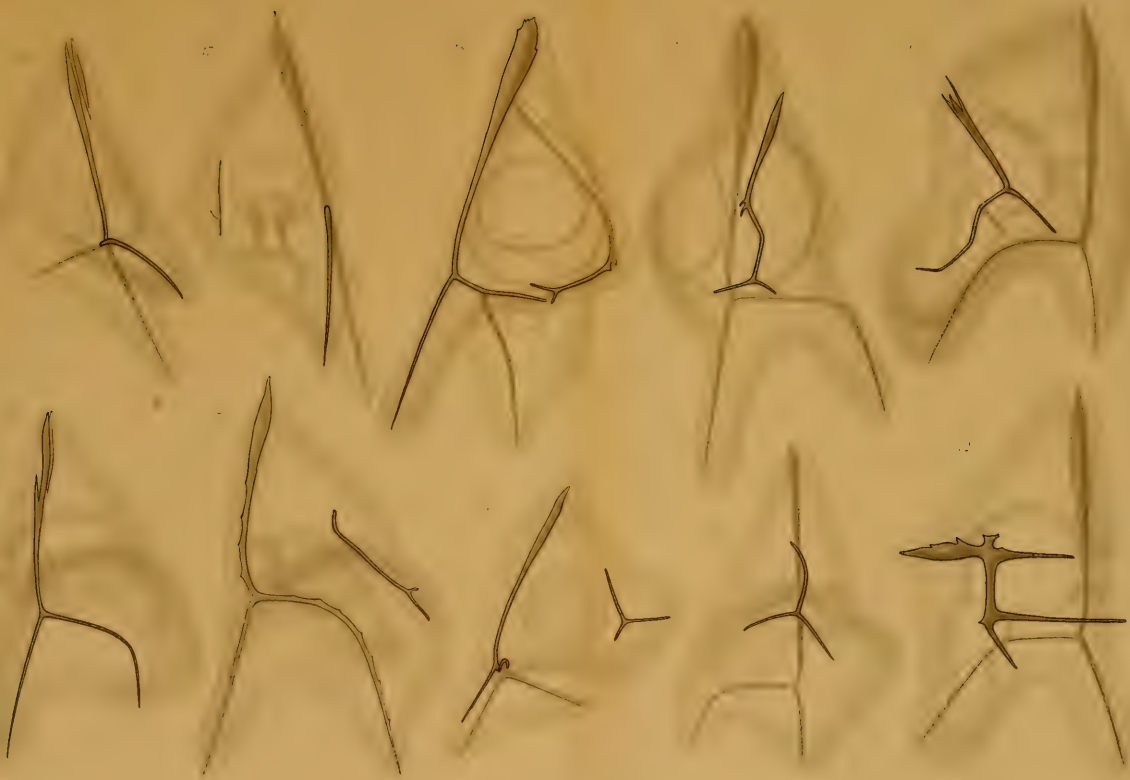






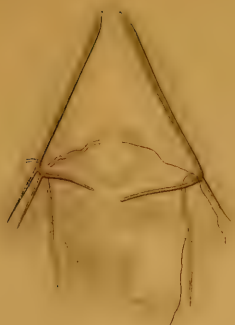












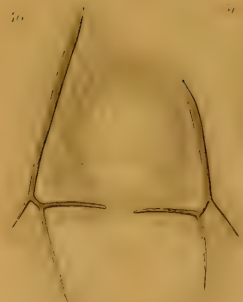
11



12



13



14



15



16

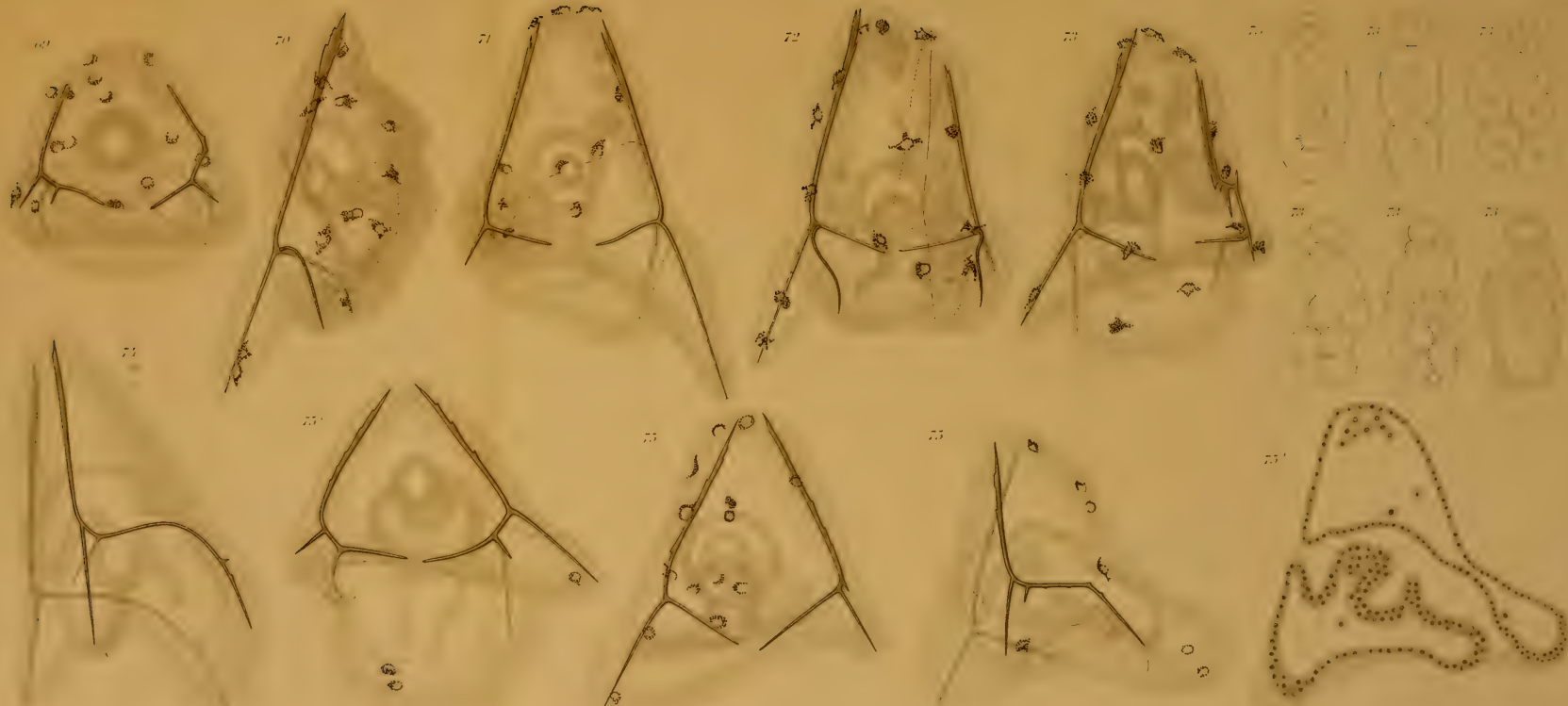


























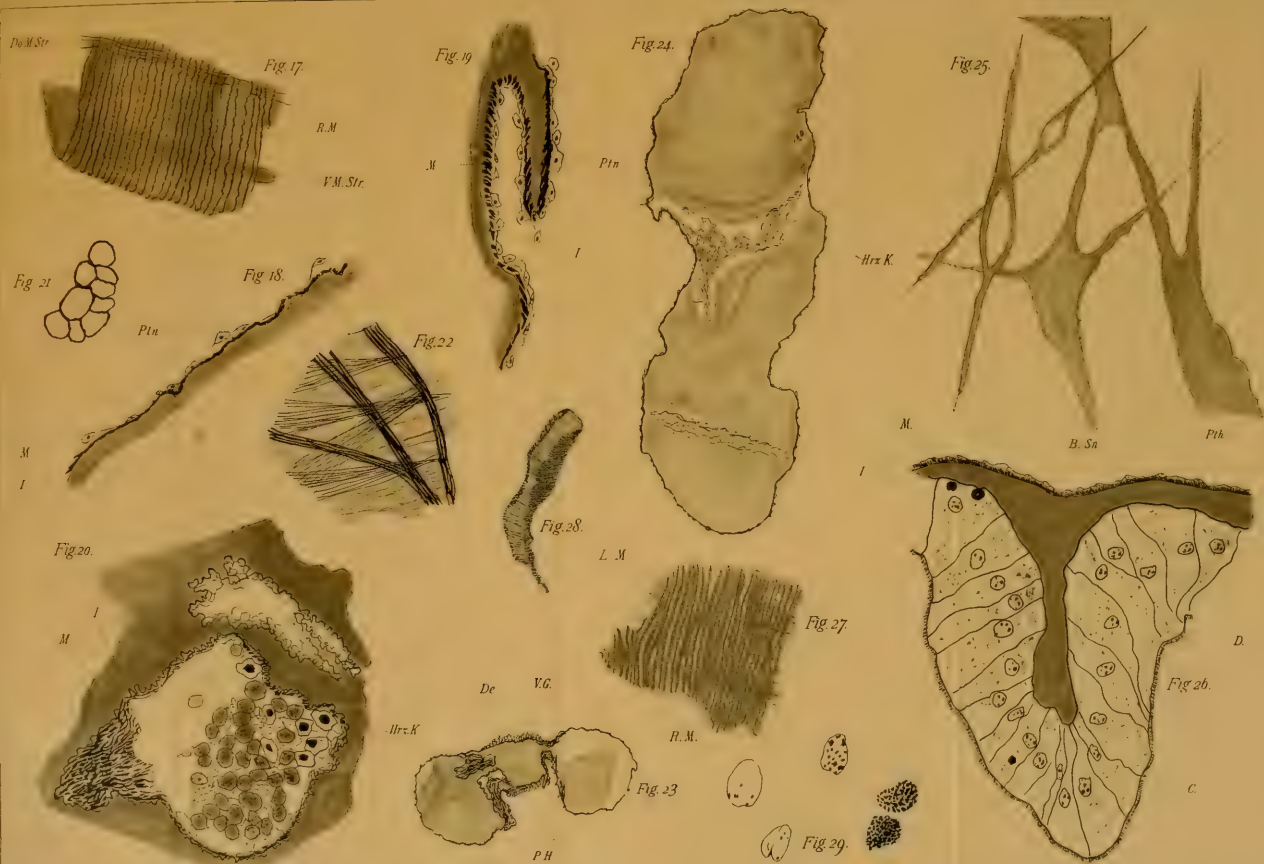
















Fig. 16.



Fig. 20.

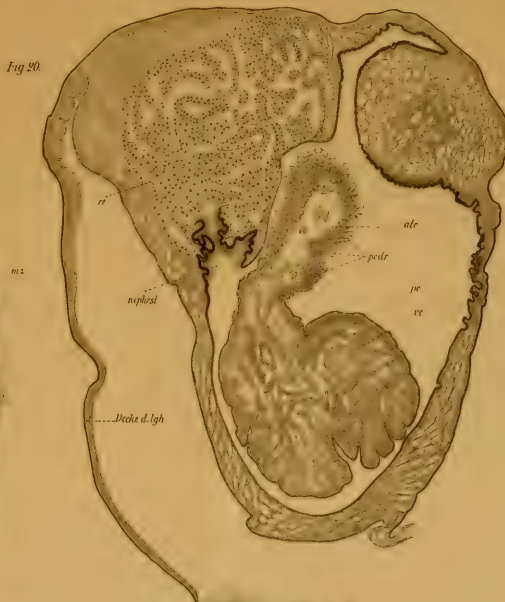


Fig. 22.



Fig. 19.



Fig. 21.



Fig. 17.

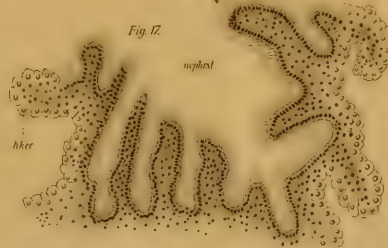


Fig. 18.









1. *Perea floviatilis*. Dünndarm, Anfang.



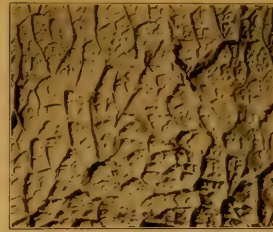
5. *Lebrax lupus*. Enddarm.



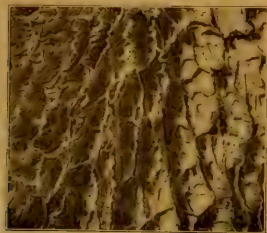
16. *Mollus barbatus*. Dünndarm, Anfang.



23. *Chrysophrys aurata*. Dünndarm, Anfang.



33. *Zeus faber*. Dünndarm, Mitte.



24a. *Box salpa*. Dünndarm, Anfang.



24b. *Box salpa*. Dünndarm, Mitte.



25b. *Box boops*. Dünndarm, Mitte.



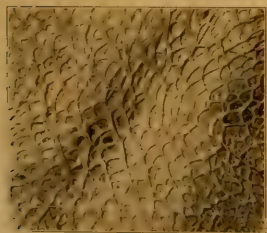
39a. *Uranoscopus sc.* Dünndarm, Mitte.



40a. *Trachinus draco*. Dünndarm, Anfang.



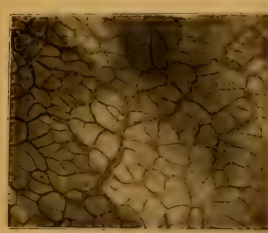
40b. *Trachinus draco*. Dünndarm, Ende; Endd. Anf.



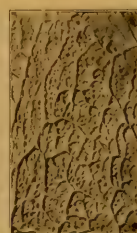
48a. *Trigla lyra*. Dünndarm, Anfang.



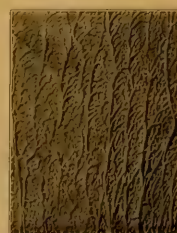
48b. *Trigla lyra*. Dünndarm, Mitte.



49. *Trigla lineata*. Dünndarm, Mitte.



52a. *Scorpaena porcus*. Dünndarm, Anfang.



52b. *Scorpaena porcus*. Dünndarm, Ende.



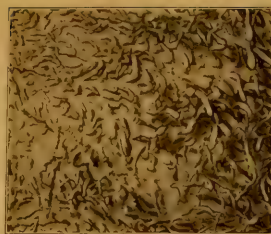




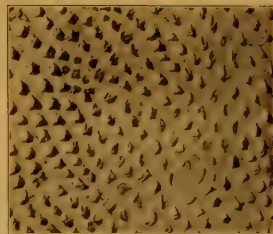
53. *Scorpaena scrofa*. Dünndarm, Anfang.



54. *Sebastes dactyloptera*. Dünndarm, Anfang.



74. *Mugil cephalus*. Dünndarm, Anfang.



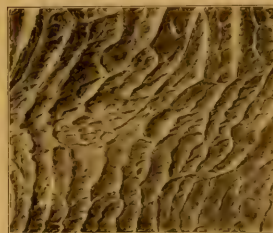
74. *Mugil cephalus*. Enddarm.



80a. *Labrus turulus*. Dünndarm, Anfang.



97b. *Merlucius merlucius*. Dünndarm, Anfang.



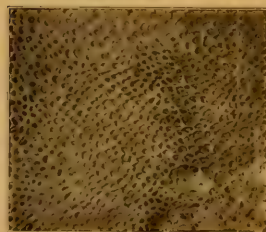
97b. *Merlucius merlucius*. Dünndarm, Mitte.



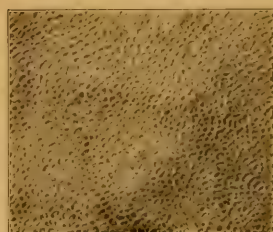
97b. *Merlucius merlucius*. Enddarm.



101. *Phycis mediterraneus*. Dünndarm, Mitte.



110. *Cyprinus carpio*. Anfang.

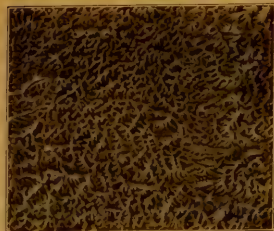


110. *Cyprinus carpio*. Ende.

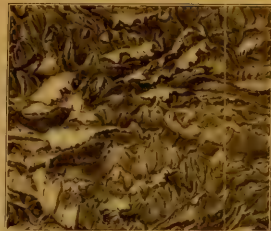


114. *Barbus barbus*. Anfang.





116. *Tinca tinca*. Mitte.



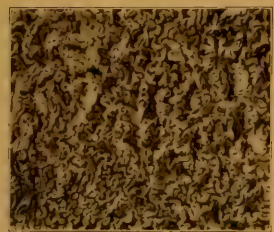
125. *Abramis vimba*. Anfang.



126. *Aspius aspius*. Anfang.



163. *Ophidium barbatum*. Dünndarm, Anfang.



144a. *Esox lucius*. Dünndarm, Anfang.



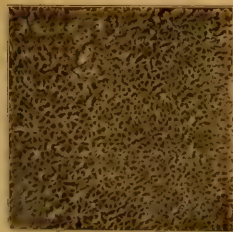
144b. *Esox lucius*. Dünndarm, Anfang.



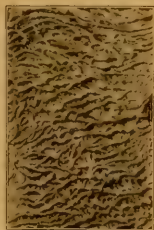
144b. *Esox lucius*. Dünndarm, Mitte.



170. *Muræna helena*. Dünndarm, Mitte.



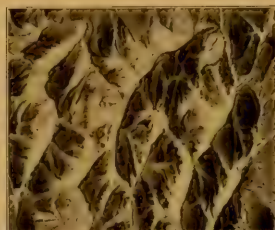
147. *Belone vulgaris*. Dünndarm, Anfang.



156. *Trutta fario*. Hinter  
Appendices pyloricae.



167. *Anguilla anguilla*.  
Dünndarm, Ende.



Dünndarm, Anfang.



156. *Trutta fario*. Enddarm.











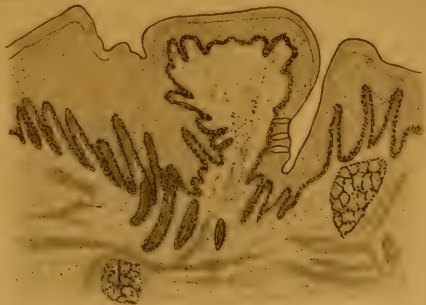


Fig. 16.

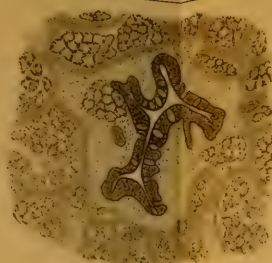


Fig. 31.

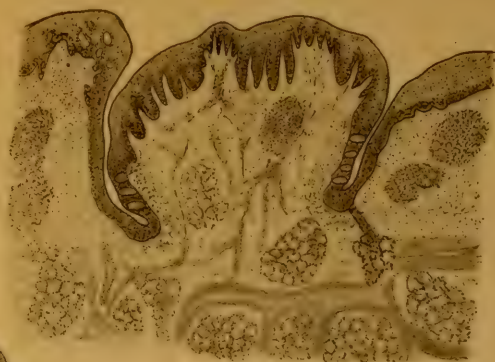


Fig. 23.

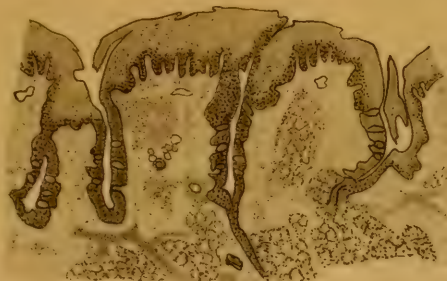


Fig. 30.



Fig. 37.

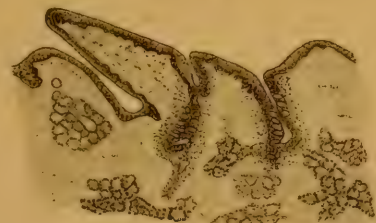


Fig. 45.

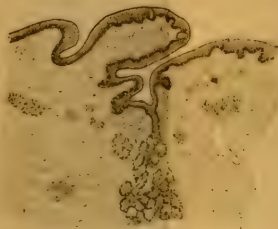


Fig. 47.

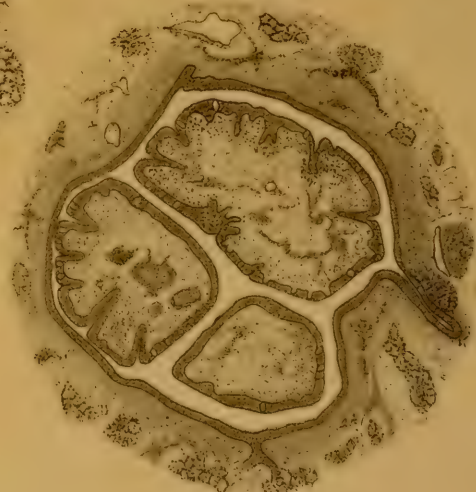


Fig. 36.



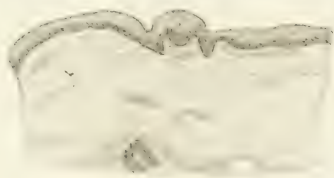


Fig. 30.



Fig. 38.











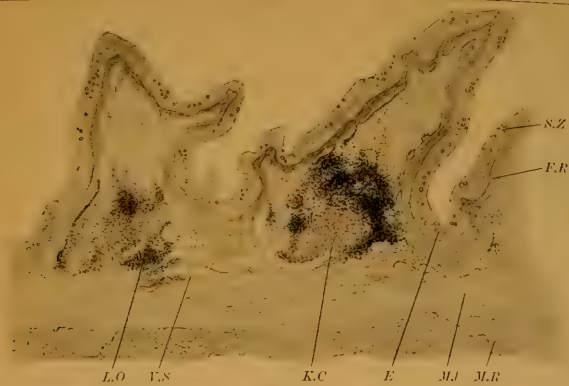


Fig. 1.

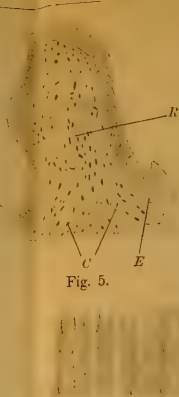


Fig. 5.

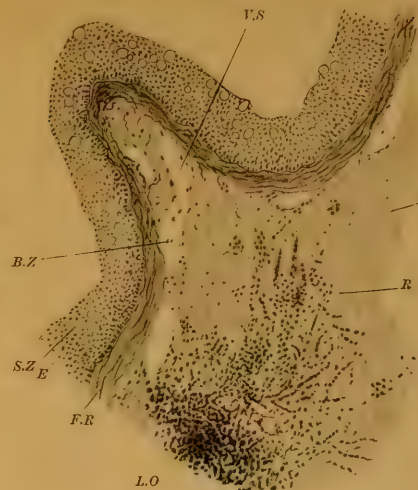


Fig. 3.

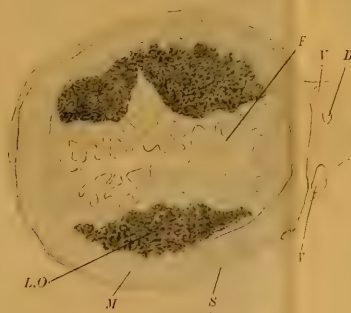


Fig. 2.



Fig. 6.

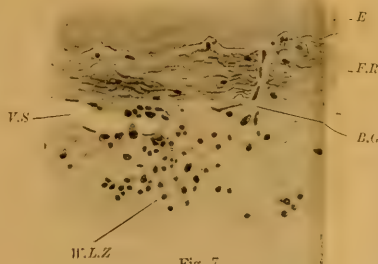
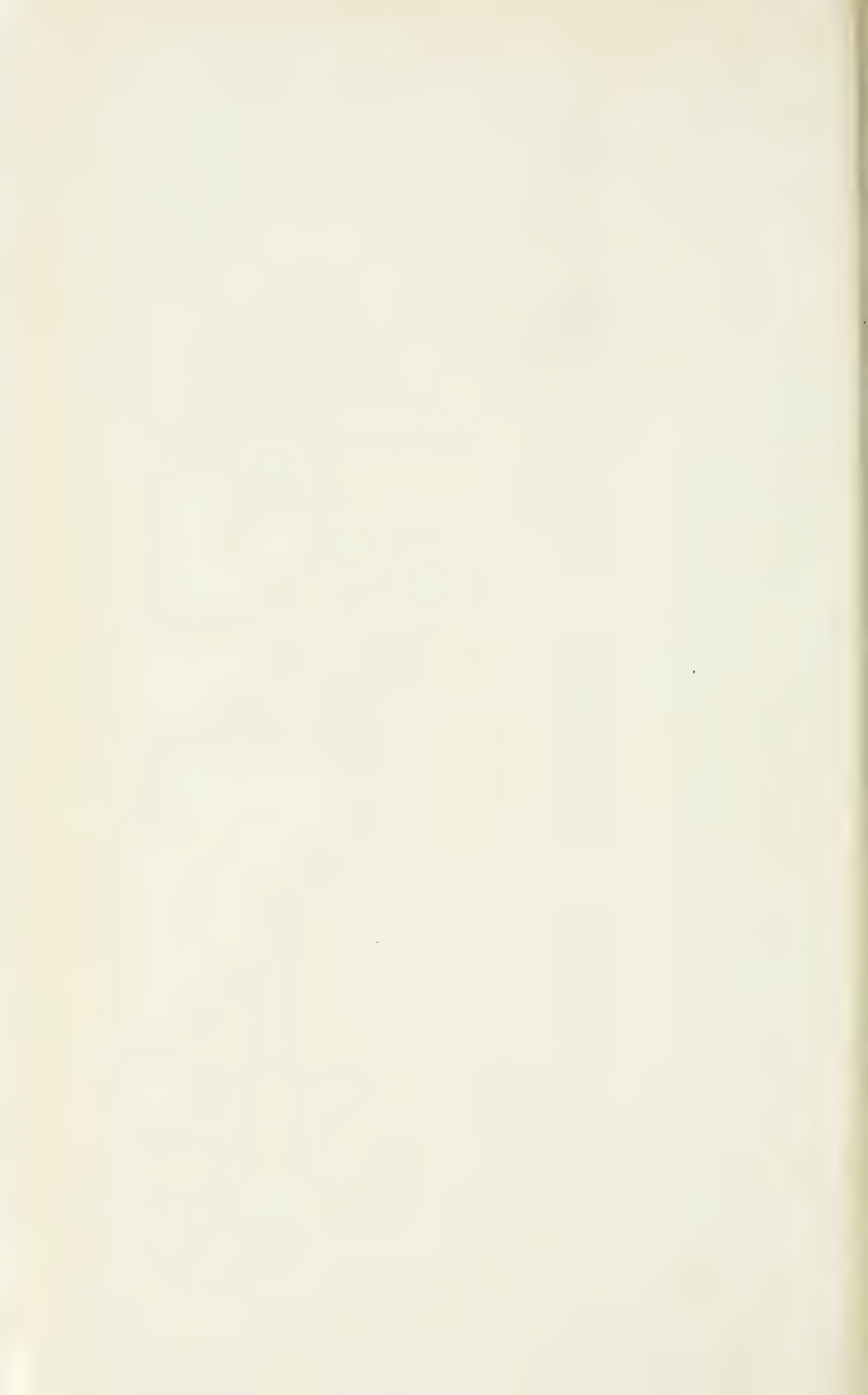


Fig. 7.



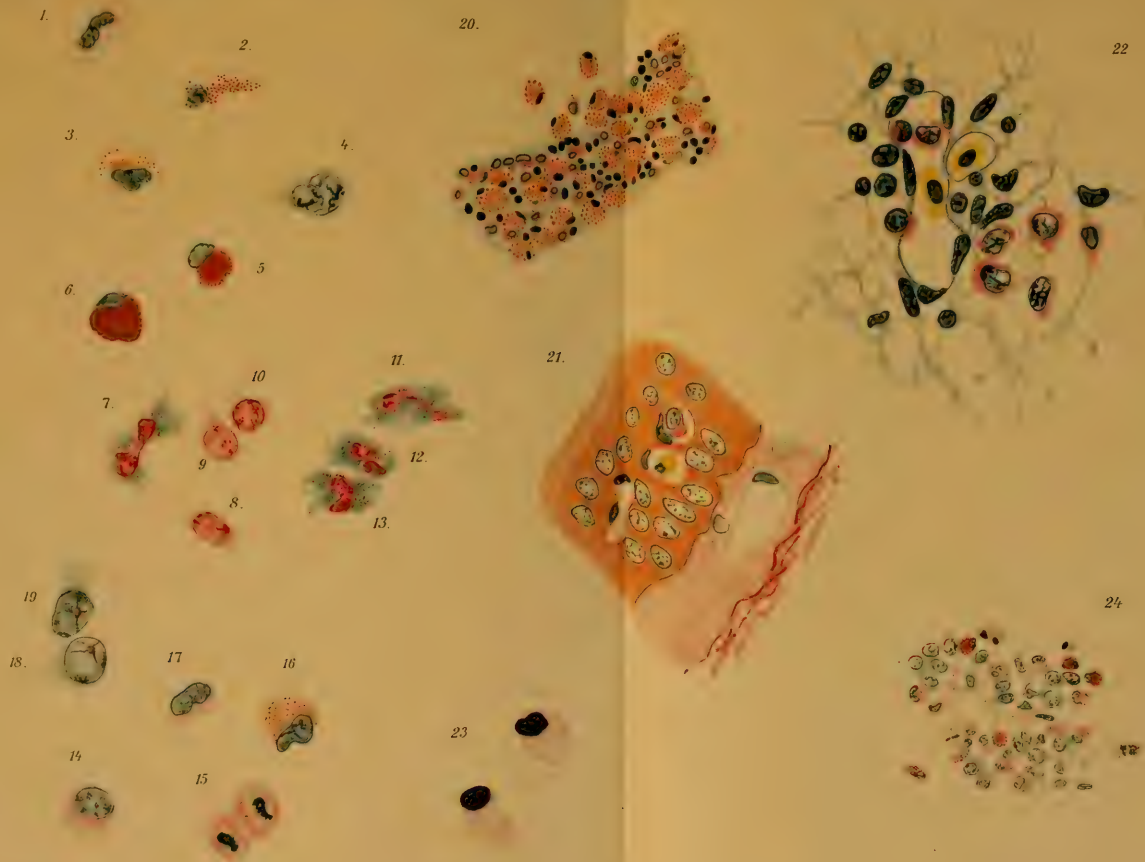
Fig. 8.













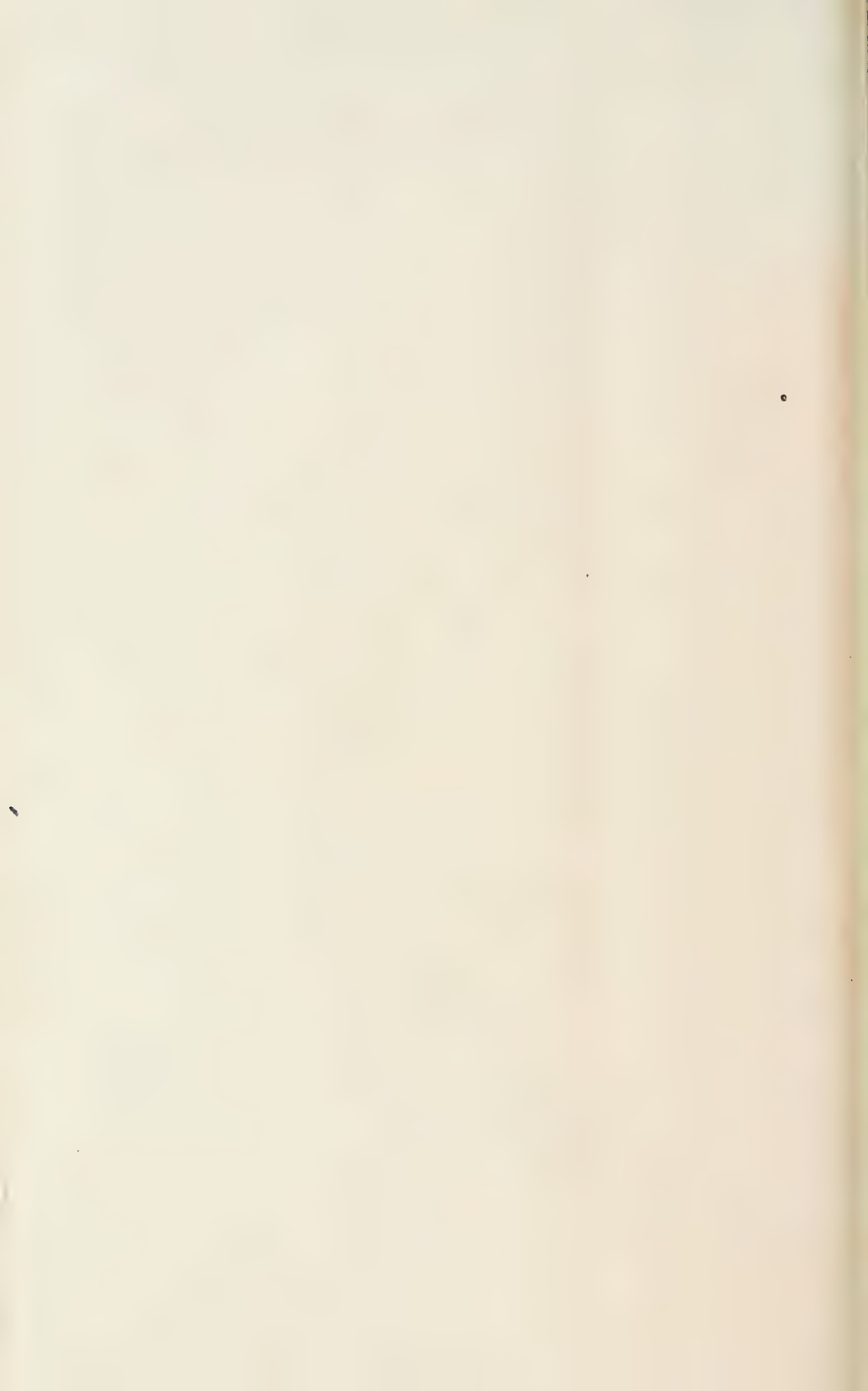


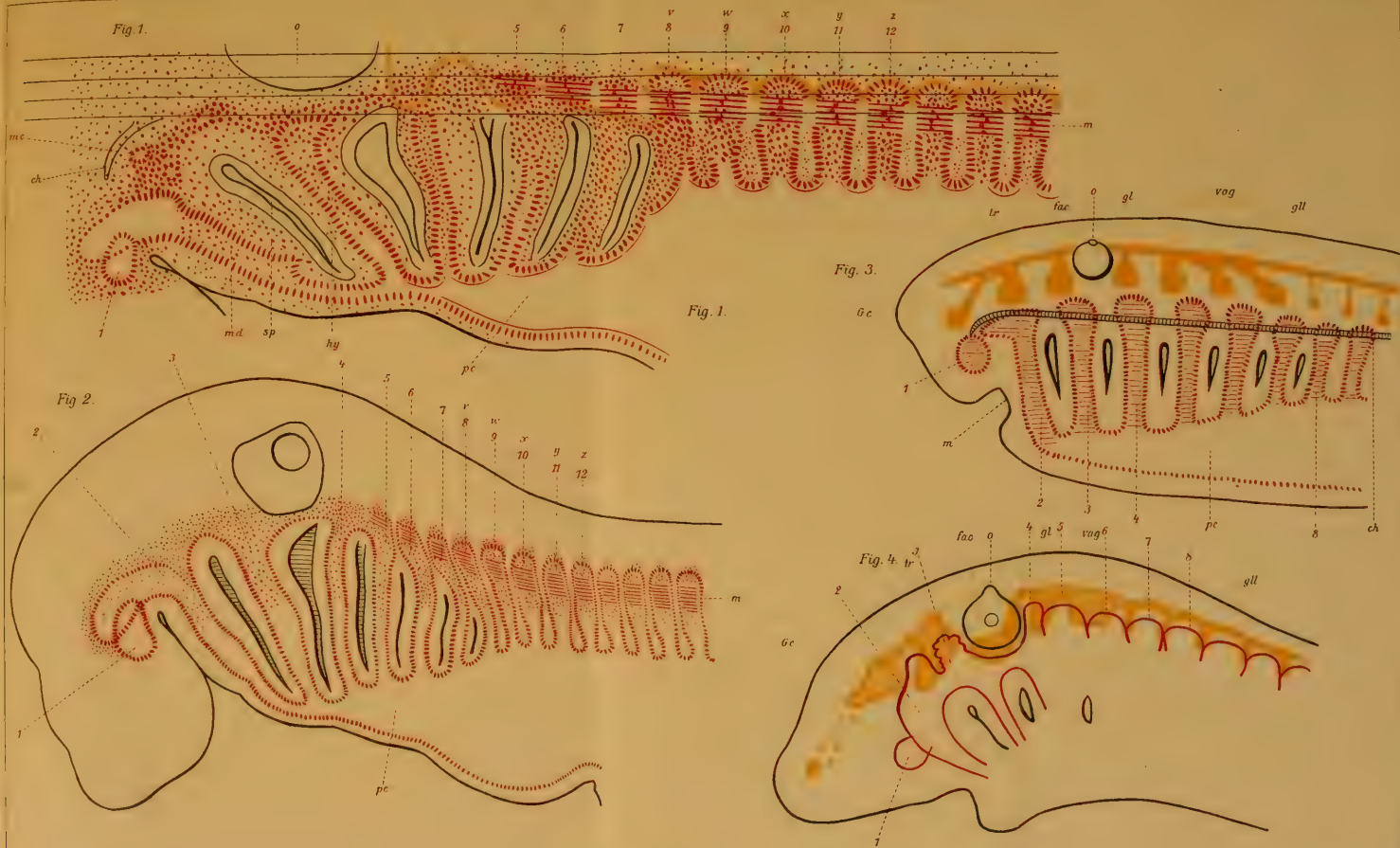


















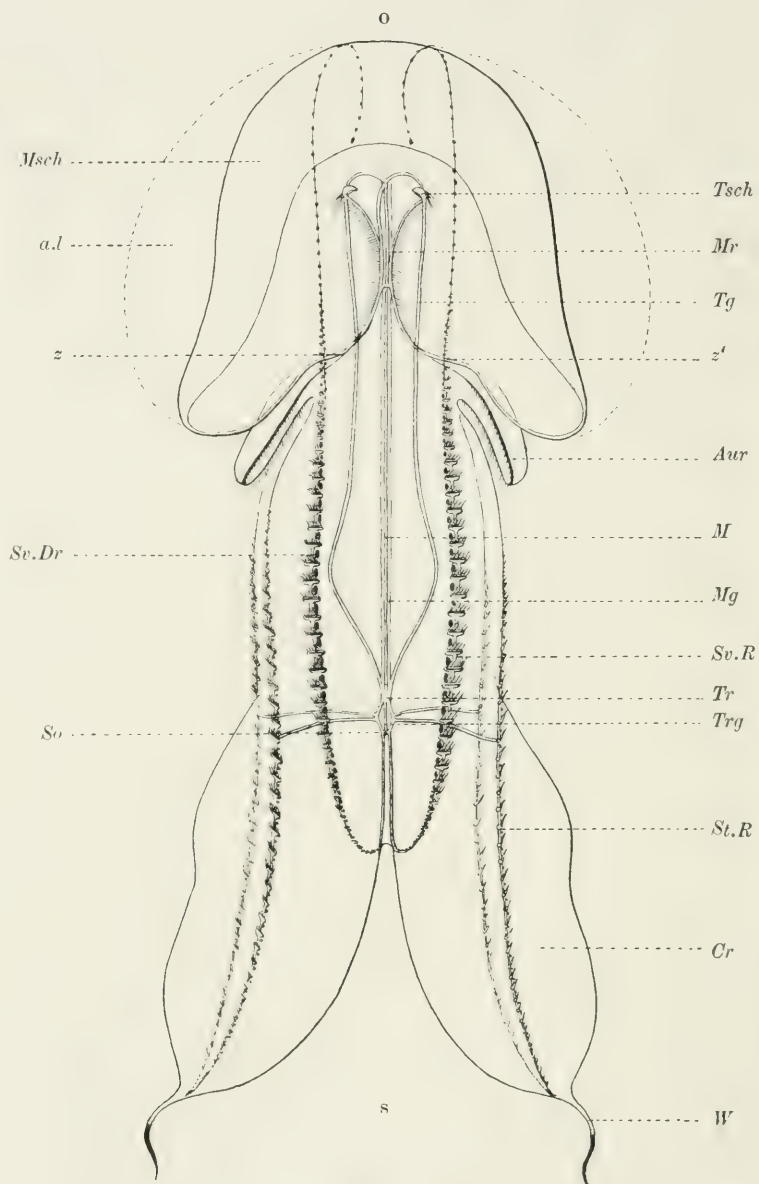


Fig. 1.

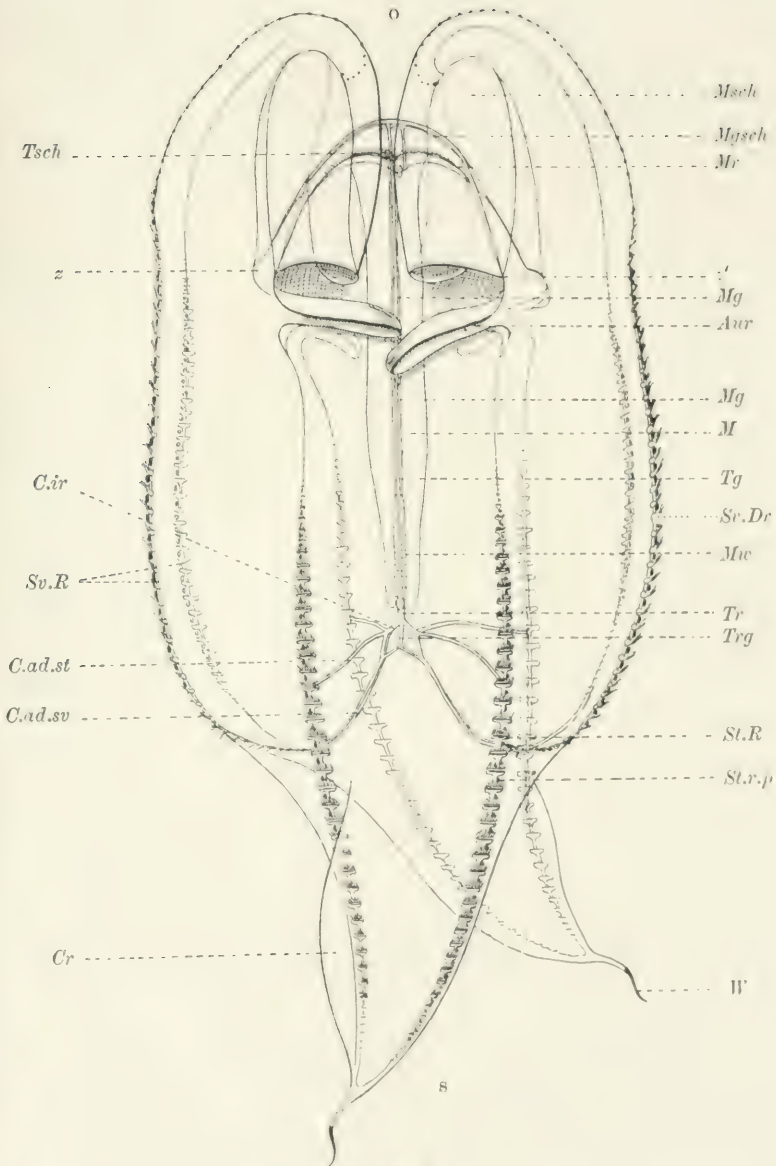


Fig. 2.









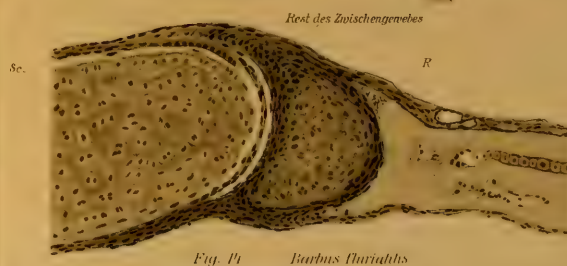
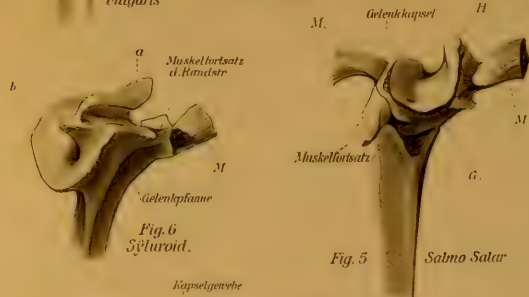
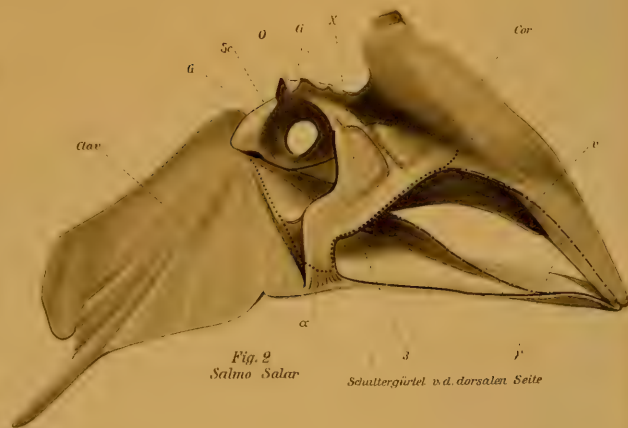
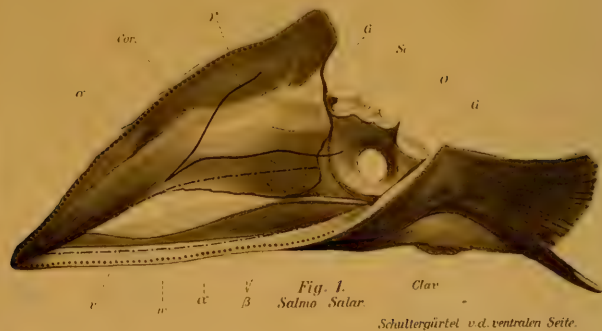


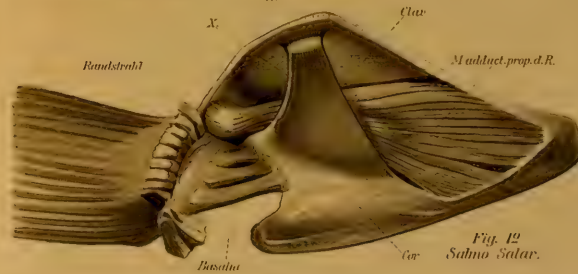
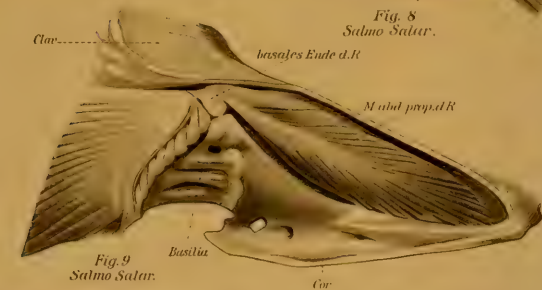
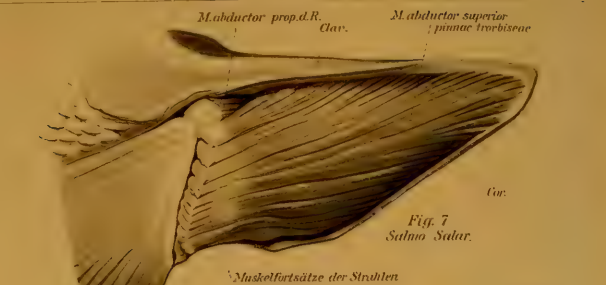
Fig. 6. *Barbus fluviatilis*.















Verbindung der Basalia  
mit dem Schultergürtel

Scapularer Randstrahl (Gelenk)

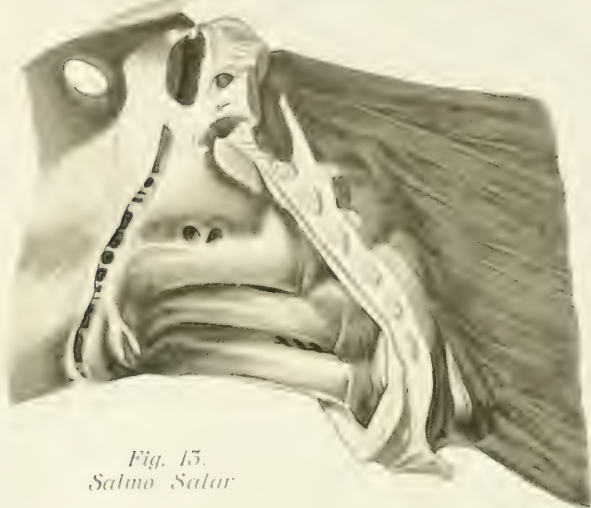


Fig. 15.  
*Salmo Salar*

Randstrahl

-- Sc

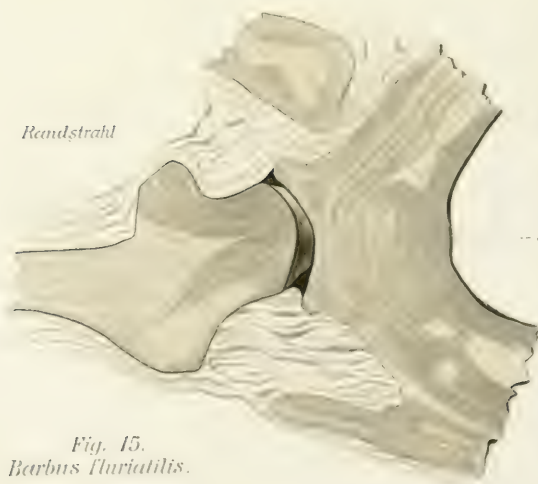


Fig. 15.  
*Barbus fluviatilis*.











*Fig. 1.*

*Fig. 2.*

*Fig. 3.*

*Fig. 4.*

Fig. 5.

*Fig. 6.*

*Fig. 7.*











Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.

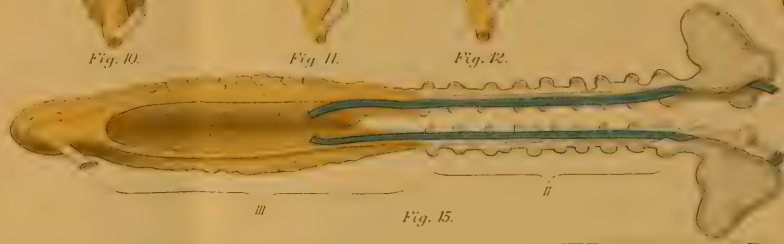


Fig. 15.









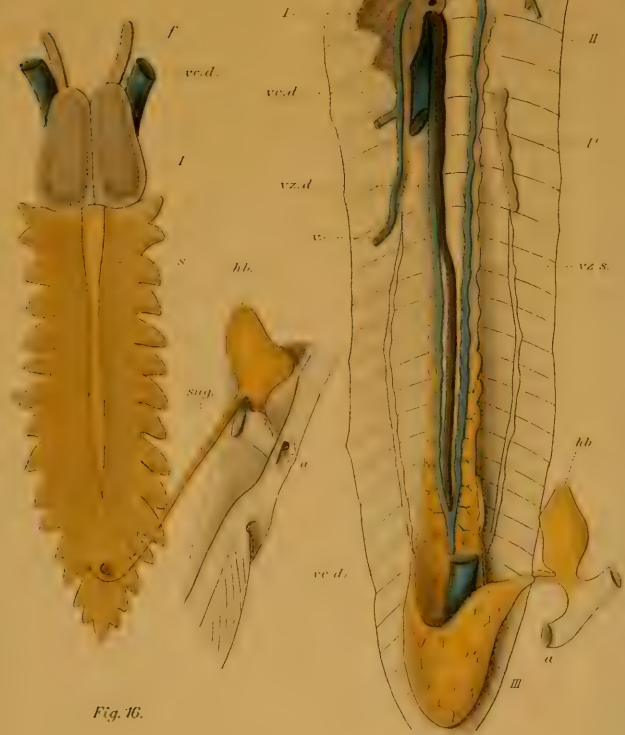


Fig. 16.

Fig. 17.

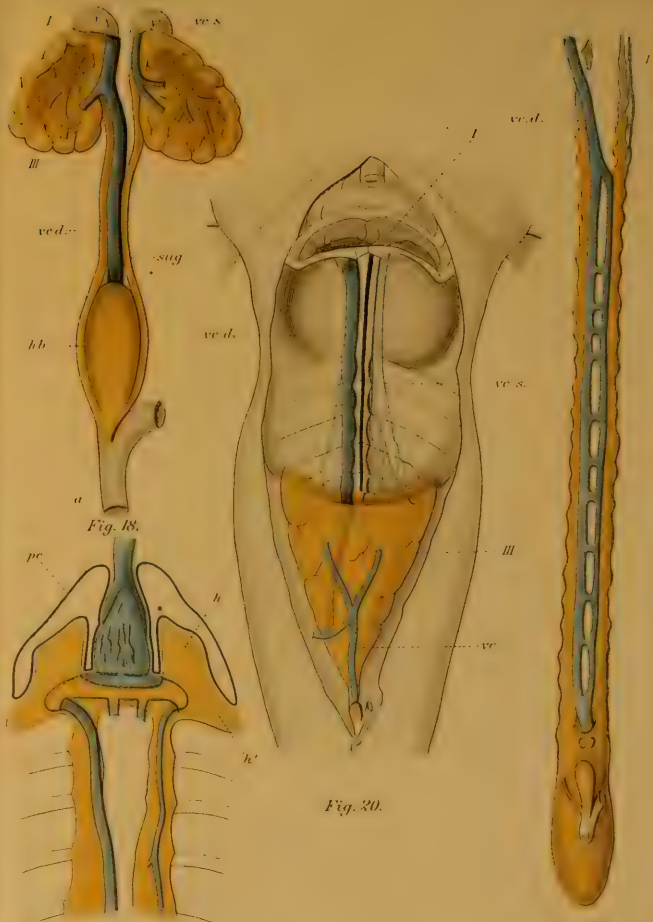


Fig. 18.

Fig. 20.

Fig. 19.

Fig. 21.











Fig. 22

Fig. 28.



Fig. 27.

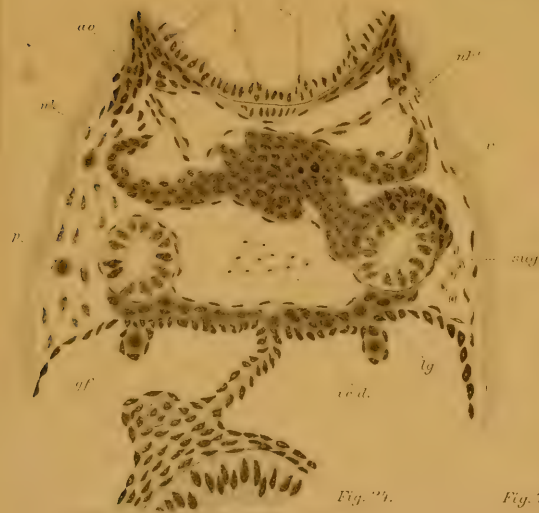


Fig. 24.



Fig. 25.

Fig. 26.



Fig. 23.









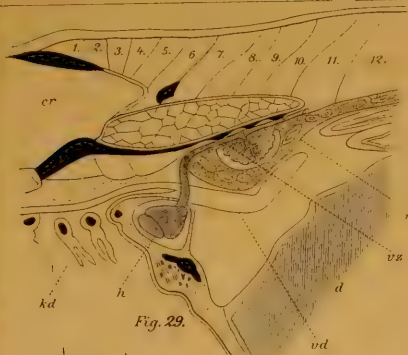


Fig. 29.



Fig. 32.

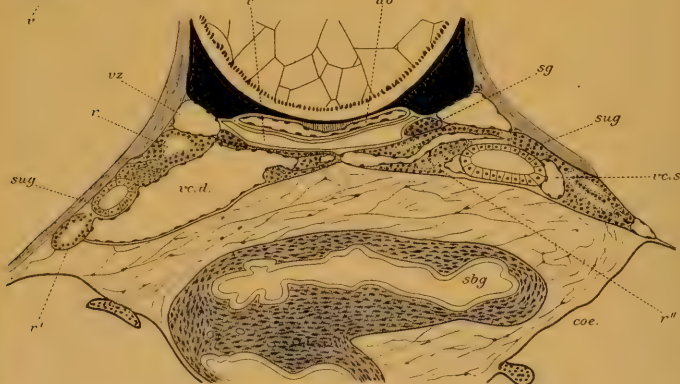


Fig. 31.

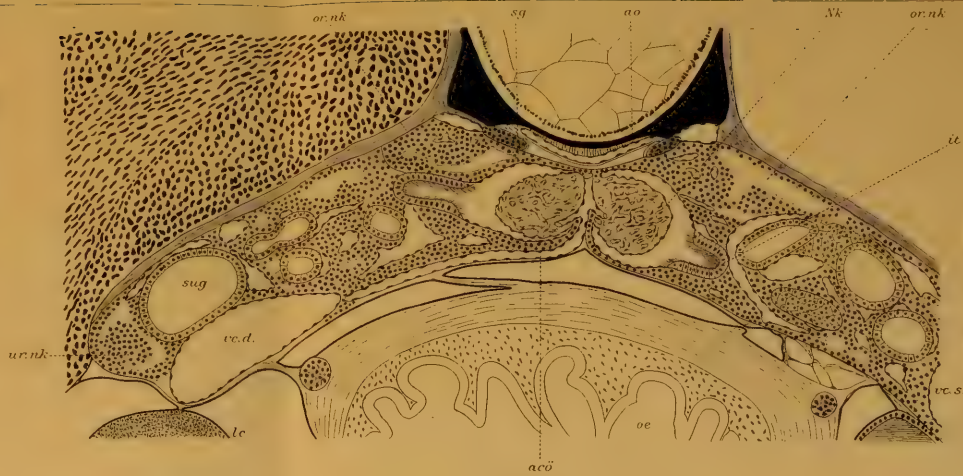


Fig. 30.



Fig. 33.









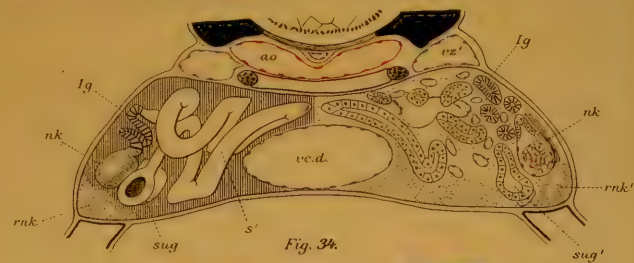


Fig. 34.



Fig. 36.



Fig. 35.

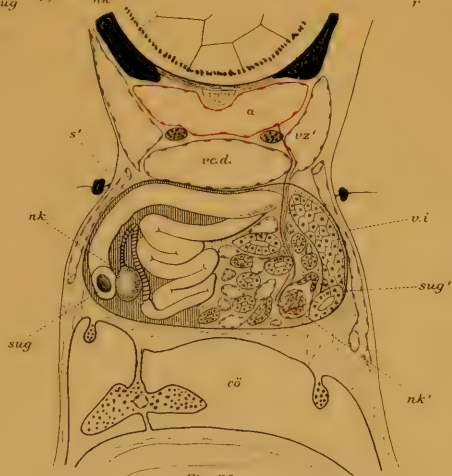


Fig. 38.



Fig. 37.

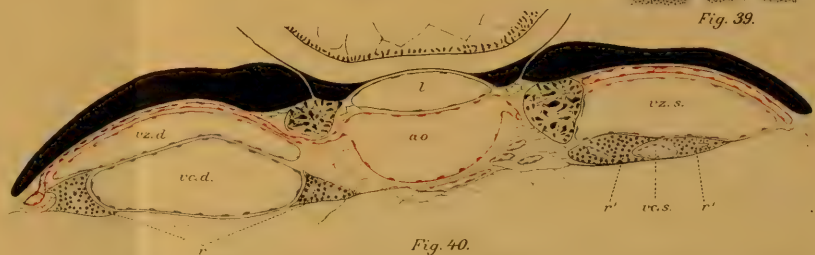


Fig. 40.



Fig. 39.















3 2044 106 263 007



